

SÉRIE A, N° 4013

N° D'ORDRE : 4864

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georgette RICHARD, née VINDARD

Première thèse. — ETUDE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE DE « NEPA
RUBRA RUBRA » LINNÉ (HÉMIPTÈRE HÉTÉROPTÈRE AQUATIQUE).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 février 1963, devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M. NOIROT	} <i>Examineurs.</i>
M ^{me} FESSARD	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1962

SÉRIE A, N° 4013

N° D'ORDRE : 4864

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georgette RICHARD, née VINDARD

Première thèse. — ETUDE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE DE « NEPA
RUBRA RUBRA » LINNÉ (HÉMIPTÈRE HÉTÉROPTÈRE AQUATIQUE).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 février 1963, devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M. NOIROT	} <i>Examineurs.</i>
M ^{me} FESSARD	



PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1962

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

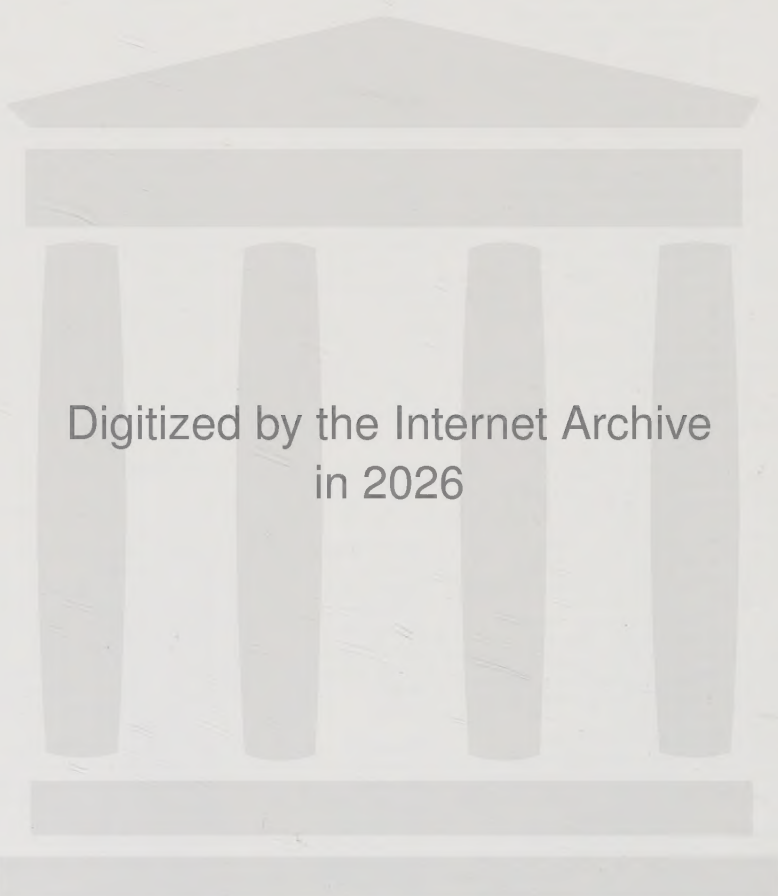
G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.
De BROGLIE	T Théories physiques.	WIEMANN	T Chimie org. et structur.
PRENANT	T Anat. et Histol. comp.	JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).
GRASSÉ	T Evol. des êtres organisés.	VASSY	T Physique de l'atmosph.
PRÉVOST	T Chimie organique.	DESTOUCHES	T Théories physiques.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	AMIEL	T Chimie générale.
WYART	T Minéralogie et cristallogr.	HOCART	T Minéral. et cristallogr.
TEISSIER	T Zoologie.	J.-P. MATHIEU	T Physique (Optique).
MANGENOT	T Biologie végétale (Orsay).	COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.).
P. AUGER	T Physique quant. et relat.	MAY	T Zoologie (Orsay).
MONNIER	T Physiologie générale.	CHOQUET	T Théor. des fonctions et topologie.
PIVETEAU	T Paléontologie.	FELDMANN	T Biologie végétale marine.
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	GUINIER	T Phys. des solides (Orsay).
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	JOST	T Physiologie comparée.
LAFFITTE	T Chimie générale.	FORTET	T Calcul des probabilités et physique mathémat.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	SCHWARTZ	T Calc. diff. et intégr.
COULOMB	T Physique du Globe.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
M ^{lle} COUSIN	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	MALAVARD	T Aviation (Techn. aéronautique).
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	BRELOT	T Calcul différ. et intégral.
P. DRACH	T Zoologie.	NORMANT	T Synthèse organ. génér.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	BENARD	T Chimie minérale.
EPHROSSI	T Génétique.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
RIVIÈRE	T Géol. (S.P.C.N.) et sédim.	DUGUÉ	T Statistiques mathémat.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P.C.B.).	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
LUCAS	T Recherches physiques.	ULRICH	T Physiologie végétale.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appl.
ARNULF	T Optique appliquée.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
M. MORAND	T Enseig. de physique.	CHADEFAUD	T Botanique.
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	M ^{lle} LE BRETON	T Physiol. de la nutrition.
FORTIER	T Mécan. expér. des fluides.	SALEM	T Mathématiques générales.
DANJON	T Astronomie.	LELONG	T Application de l'analyse à la Géométrie.
PETIT	T Biologie maritime.	DEVILLERS	T Anat. et histol. comp.
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
GALLIEN	T Embryologie.	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
EICHORN	T Botanique.	GLANGEAUD	T Géogr. phys. et géol. dyn.
DE CUGNAC	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	GODEMENT	T Mathématiques (M. G. P.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie physique.	PISOT	T Techniques mathémat. de la Physique.
THELLIER	T Physique du Globe.	E. ROCH	T Géologie.
L'HÉRITIER	T Biol. génér. (Orsay).	SCHATZMANN	T Astrophysique.
GRIVET	T Radio-Elect. (Orsay).	TERMIER	T Paléontol. stratigraph.
PONCIN	T Mécanique générale.	ZAMANSKY	T Mathémat. générales.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	LENNUIER	T Physiques (M. P. C.).
QUELET	T Chimie organique.	RIZET	T Génétique (Orsay).
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
CHAMPETIER	T Chimie macromolécul.	M ^{me} TONNELAT	T Physique théorique.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.		
JUNG	T Pétrographie.		

Professeurs (suite).

DIXMIER T Mathématiques (M. P. C.).
 SOUCHAY T Chimie générale.
 AIGRAIN T Electrotechn. génér.
 BRUSSET T Chimie systématique.
 M. LÉVY T Physique théorique des hautes éner. (Orsay).
 M^{me} CHAIX T Chimie biologique.
 M^{me} HUREL-PY Biol. végétale (P. C. B.).
 PIAUX T Chimie (M. P. C.).
 BRUN T Mécan. théor. des fluides.
 LEDERER T Chimie biologique.
 M^{me} DUBREIL T Mathém. (Agrégation).
 M^{me} LELONG T Mathématiques (E. N. S.).
 BELLAIR T Géologie (S. P. C. N.).
 COTTE T Physique électricité.
 J.-E. DUBOIS T Chimie organique.
 LAMOTTE T Zoologie (E. N. S.).
 A. MICHEL T Chimie minér. (Orsay).
 OLMER T Energétique générale.
 ROUAULT T Electricité (Orsay).
 GAUTHIER T Mécanique appliquée.
 BARCHIEWITZ T Chimie physique.
 BROUSSEL T Physique atomique.
 BUSER Physiologie comparée.
 CAMUS Physiol. vég. (B. M. P. V.).
 CASTANG T Physique (Orsay).
 CURIEN T Minéral. et cristallogr.
 MOYSE T Physiol. végét. (Orsay).
 NOÏROT Evolut. des êtres organ.
 PANNETIER T Chimie génér. (Orsay).
 POSSOMPÈS T Zoologie.
 PULLMANN T Chimie théorique.
 TEILLAC T Physique nucl. et radio-activité.
 TONNELAT T Biol. physico-chimique.
 VILLE T Econométrie.
 WILLEMART Chimie (P. C. B.).
 DODÉ T Chimie (Orsay).
 FREYMAN T Recherches physiques.
 GUINOCHET T Biol. vég. (S. P. C. N.) (Orsay).
 ROLLET T Chimie (P. C. B.).
 M^{lle} JOSIEN T Chimie (S. P. C. N.).
 CHEVALLEY T Géomètr. algèbr. et théor. des groupes.
 ARNOULT T Electronique (Orsay).
 CHAPELLE T Physique (Orsay).
 DELANGE T Mathématiques (Orsay).
 DENY T Mathémat. génér. (Orsay).
 GERMAIN T Mécan. théor. des fluides.
 G. LUCAS T Géologie.
 ALLARD T Chimie physique.
 BERTHELOT T Phys. fondamentale des hautes énergies (Orsay).
 BRICART T Météorol. et physique de l'atmosphère.
 M^{me} ALBE-FESSARD Psychophysiologie.
 FRIEDEL Phys. des solides (Orsay).
 M. JULIA Etude des Moléculaires naturelles complexes.
 LENDER T Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
 MAGAT Physico-chim. des radio-éléments.
 M^{lle} QUINTIN T Electrochimie.
 MONOD T Chimie du métabolisme.

BENOIT T Physiol. anim. (Orsay).
 DE POSSEL T Analyse numérique.
 CHARLOT T Chimie analytique.
 HAISSINSKY T Radiochimie.
 LÉMÉE T Physiologie végétale (B. M. P. V.), (Orsay).
 GUÉRIN T Chimie (M. P. C.), (Orsay).
 M. CHATELET Chimie (P. C. B.).
 JEAN T Phys. nucl. (Orsay).
 MATTLER T Phys. (S. P. C. N.).
 LOUIS MICHEL Physique théorique des hautes éner. (Orsay).
 BERGERARD Zoologie (Orsay).
 BERTEIN Electronique (Orsay).
 BOUSSIÈRES Chimie des radio - élém. (Orsay).
 M^{me} COUTURE Thermodynam. et Mécan. physique.
 ELLENBERGER Géol. appl. sur le terrain.
 FRANC Biol. animale (P. C. B.).
 SCHNELL Botanique trop. (Orsay).
 STOLKOWSKI Physiologie générale.
 ACHER Chimie biol. (Orsay).
 BAUDOIN Biol. anim. (P. C. B.).
 BEAUMONT Biol. anim. (S. P. C. N.).
 BLAMONT Géophys., Ionosphère.
 BOURREAU Botanique.
 D. CURIE Physique (M. G. P.).
 DURAND-DELGA Géologie.
 FRÉON T Chimie organ. (Orsay).
 HELLER Physiologie végétale.
 TORTRAT Calcul des probabilités.
 CAILLEUX Géologie (S. P. C. N.).
 MAGNAN T Physique (S. P. C. N.).
 DAUDEL T Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
 M^{lle} FOURCROY Biol. végét. (S. P. C. N.).
 M^{me} CHOQUET-BRUHAT T Mécan. analyt. et mécan. céleste.
 M^{lle} VEIL Physiologie générale.
 LWOFF T Microbiologie.
 SIESTRUNCK T Mécan. phys. et expérim.
 LACOMBE T Métallur. des mét. nucl.
 BROCHARD T Phys. (P. C. B.) (Orsay).
 CABANNES T Mécanique générale.
 LESIEUR T Math. (M. P. C.) (Orsay).
 MAZET T Mécan. génér. (Orsay).
 CAIRE Géographie phys. et géol. dynamique.
 COMOLET Mécanique des fluides.
 CORABŒUF Physiologie animale.
 DELLOUE Physique de l'exosphère.
 GORENFLOT Botanique II (Orsay).
 HOUILLO Biologie anim. (P. C. B.).
 JULLIEN J. Chimie (P. C. B.).
 MALGRANGE Techn. math. de la phys.
 OLIVIER Anthropologie.
 NOZERAN T Mécanique II (Orsay).
 BLANC-LAPIERRE Phys. (E. N. S.) (Orsay).
 CHEVAUGEON T Botanique (Orsay).
 KAHANE SAMUEL T Mathématiques (Orsay).
 KOURGANDFF T Astronomie (Orsay).
 THIRY T Mécanique céleste.

Secrétaire général R. POUILLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE DE *NEPA RUBRA RUBRA* LINNÉ (HÉMIPTÈRE HÉTÉROPTÈRE)

Par Georgette RICHARD

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	547
INTRODUCTION	548
CHAPITRE PREMIER. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE.....	551
A. — Description de la capture d'une proie.....	551
1° Position de repos (<i>Pr</i>) (p. 551); 2° Prise d'intérêt (<i>Pi</i>) (p. 552); 3° Orientation (<i>Op</i>) (p. 552); 4° Déplacement (<i>Dp</i>) (p. 552); 5° Capture de la proie (<i>Cp</i>) (p. 553); 6° Exploration rostrale (<i>Er</i>) (p. 554); 7° Piqûre des stylets (<i>Ps</i>) (p. 554); 8° Succion de la proie (<i>Sp</i>) (p. 555); 9° Rejet de la proie (<i>Rp</i>) (p. 555).	
B. — Etude des variations du comportement de capture.....	556
1° Suppression ou substitution de phases (p. 556); 2° Enchaînement des réflexes (p. 558).	
CHAPITRE II. — ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE.....	561
A. — Réactions observées en présence de différents types de proies.....	562
1° Réactions observées en présence de <i>Sigara fossarum</i>	562
2° Réactions observées en présence de larves de <i>Chironome</i>	562
3° Réactions observées en présence de <i>Gerris</i>	563
B. — Influence de la nature des proies.....	564
1° Influence de la taille des proies.....	564
a) Influence de la taille des proies sur la phase <i>Pi</i> (p. 564);	
b) Influence de la taille des proies sur la phase <i>Op</i> (p. 564);	
c) Influence de la taille des proies sur le déplacement lors de la phase <i>Dp</i> (p. 565); d) Influence de la taille des proies sur la phase <i>Cp</i> (p. 566).	
2° Influence du comportement de la proie sur le comportement de capture de la <i>Nèpe</i>	568

3° Influence des blessures de la proie sur le comportement de capture.	569
4° Influence du mouvement de la proie sur le comportement de capture	569
5° Influence de la distance de la proie sur le déclenchement du comportement de capture.....	570
6° Extinction du réflexe de capture.....	571
C. — Influence du stade larvaire de la Nèpe sur son comportement de capture	572
CHAPITRE III. — ANALYSE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE A L'AIDE DE LEURRES..	573
<i>Influence de la nature du leurre sur le comportement de capture.....</i>	573
a) Capture du leurre (p. 574); b) Capture du leurre suivie d'exploration rostrale (p. 574); c) Durée de la palpation au cours de l'exploration rostrale (p. 575); d) Apparition et extinction du réflexe de capture (p. 576)	
CHAPITRE IV. — LOCALISATION EXPÉRIMENTALE DES DIVERSES RÉGIONS SENSORIELLES, INTERVENANT DANS LE COMPORTEMENT DE CAPTURE.....	579
A. — Rôle des stimuli visuels dans la capture des proies.....	579
1° Réaction de la Nèpe devant un leurre présenté à distance déterminée	579
2° Perception de la proie.....	585
a) Réactions de la Nèpe au déplacement d'un leurre hors de l'eau (p. 585); b) Réactions de la Nèpe à la présentation d'un leurre en surface, dans l'eau et sur le fond du cristallin (p. 586).	
3° Influence de la lumière sur la perception de la proie.....	588
B. — Rôle des vibrations.....	590
C. — Rôle des stimuli mécaniques dans le comportement de capture....	592
Rôle des stimuli mécaniques dans la capture des proies.....	592
Conclusions	596
CHAPITRE V. — MISE EN ÉVIDENCE DES DEGRÉS D'EXCITATION AMENANT LA CONDUCTION DES RÉPONSES.....	597
I. — Doubles stimulations	598
1° Double stimulation d'un même article.....	599
2° Excitation simultanée de deux articles consécutifs ou non d'une patte	600
3° Excitation simultanée de deux articles de deux pattes différentes..	604
a) Compétition entre les articles de la patte métathoracique (PP) et ceux des pattes mésothoracique (PM) et prothoracique (PA) (p. 604); b) Compétition entre la patte PM et les pattes PP et PA (p. 606); c) Compétition entre la patte PA et les pattes PP et PM (p. 608).	
4° Orientation des réponses.....	611
a) Orientation des réponses obtenues par la double excitation d'un article (p. 612); b) Orientation des réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles d'une même patte (p. 612); c) Orientation des réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles de deux pattes (p. 612); d) Réponses intéressant une seule patte prothoracique ou les deux (p. 613).	

II. — <i>Stimulations croisées</i>	616
1° Double stimulation de chaque article droit et gauche des trois paires de pattes.....	617
2° Stimulations simultanées de deux articles symétriques d'une paire de pattes	617
3° Stimulations croisées de deux articles de deux pattes opposées..	619
a) Articles de la patte métathoracique droite (<i>PPd</i>) excités simultanément avec ceux des pattes mésothoracique (<i>PMg</i>) et prothoracique (<i>PAg</i>) gauches (p. 619); b) Double excitation croisée des articles de la patte mésothoracique droite (<i>PMd</i>) avec ceux des pattes métathoracique (<i>PPg</i>) et prothoracique (<i>PAg</i>) gauches (p. 620); c) Double excitation croisée des articles de la patte prothoracique droite (<i>PAd</i>) avec ceux des pattes métathoracique (<i>PPg</i>) et mésothoracique (<i>PMg</i>) gauches (p. 622).	
4° Orientation des réponses obtenues par excitation croisée.....	626
CHAPITRE VI. — INFLUENCE DES FACTEURS INTERNES SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE	629
A. — <i>Influence de l'ontogénèse sur le comportement de capture</i>	629
1° Etude de la capture des proies vivantes au cours de l'ontogénèse de <i>Nepa rubra</i>	630
2° Stimulations mécaniques des trois paires de pattes des cinq stades larvaires	632
a) Réponses des cinq stades larvaires aux excitations mécaniques (p. 633); b) Intensité des réponses pour chaque stade larvaire (p. 633).	
3° Influence sur le comportement de capture du vieillissement des larves	636
B. — <i>Influence du jeûne sur le comportement de capture</i>	638
1° Excitabilité des Nèpes au cours d'une longue période de jeûne....	640
2° Nature des réponses obtenues au cours d'une longue période de jeûne	642
C. — <i>Influence de la période de reproduction sur le comportement de capture</i>	645
CHAPITRE VII. — COMPORTEMENT DE LA « NÈPE » APRÈS LA CAPTURE DES PROIES.	651
1° Exploration rostrale (<i>Er</i>) (p. 651); 2° Piqure des stylets (<i>Ps</i>) (p. 653); 3° Emission de salive (<i>Es</i>) (p. 653); 4° Succion (<i>Sp</i>) (p. 653); 5° Rejet de la proie (<i>Rp</i>) (p. 654).	
Enchaînement des phases du comportement après la capture.....	654
Mécanisme du comportement après la capture.....	654
CONCLUSIONS	656
SUMMARY	663
BIBLIOGRAPHIE	667

AVANT-PROPOS

Le sujet de ce travail m'a été proposé par M. le Professeur RICHARD, et les recherches ont été effectuées à la Faculté des Sciences de Rennes, au Laboratoire de M. le Professeur POISSON, qui a bien voulu accepter d'être mon directeur de recherche au C. N. R. S., qu'il trouve ici tous mes remerciements, non seulement pour son accueil, mais aussi pour les entretiens qu'il m'a accordés, son inégalable compétence sur les Hémiptères Hétéroptères Aquatiques et sur leurs conditions écologiques dans la région bretonne, m'a beaucoup guidé dans le choix de mon matériel d'expérience.

Je voudrais exprimer toute ma reconnaissance à M. le Professeur GRASSÉ, qui avait bien voulu être mon parrain au C. N. R. S., dont l'aide généreuse et inlassable m'a permis d'achever ce travail. Sans ses précieux conseils, sans ses critiques éclairées et constructives, cette thèse n'aurait pu acquérir sa forme définitive; qu'il veuille bien accepter, avec mes remerciements, l'assurance de ma gratitude; et cela a été une grande joie pour moi, qu'il accepte la présidence du jury qui aura à connaître de ce travail.

MM. les Professeurs MAILLET et CHAUVIN ont bien voulu m'éclairer de leurs avis pendant la rédaction de ce travail, et je les remercie d'avoir distrait un temps précieux en ma faveur.

Je tiens à remercier tout particulièrement M. le Professeur NOIROT qui a accepté d'être de mon jury et qui m'a donné mon deuxième sujet; ainsi que M^{me} le Professeur ALBE-FESSARD, qui m'a toujours aimablement aidée et qui a bien voulu faire partie du jury.

Enfin, que M. et M^{me} BODENEZ et M^{me} GAUDIN, qui m'ont aidée de tout leur talent pour la réalisation des dessins, schémas et graphiques qui illustrent ce travail, trouvent ici tous mes remerciements. Ainsi que M^{lles} JACQUELINE DUPAS et CLAUDE BARRAULT, qui se sont chargées du travail de dactylographie avec beaucoup de gentillesse. L'aide amicale dont ils m'ont tous entourée a grandement facilité la réalisation matérielle de mon manuscrit.

INTRODUCTION

Dans ce travail, nous avons étudié le comportement de capture d'un Hémiptère hétéroptère aquatique du genre *Nepa*, la Nèpe ou Scorpion d'eau.

La famille des *Nepidae* n'est représentée en France que par les deux genres : *Nepa* (LINNÉ, 1758) et *Ranatra* (FABRICIUS, 1790). Du genre *Nepa*, une seule espèce se trouve en France : *Nepa rubra rubra* (LINNÉ, 1758) [= *Nepa cinerea* (LINNÉ, 1758)].

Notre travail s'est donc trouvé facilité du point de vue systématique, puisque nous pouvions être sûrs qu'aucune variation spécifique ne pouvait intervenir dans notre étude. De plus, la constance relative des conditions écologiques de cet Insecte a beaucoup simplifié nos recherches. Enfin, l'abondance et la facilité avec laquelle on le rencontre dans la région rennaise, nous ont permis de travailler sur un grand nombre d'individus et d'en avoir constamment à notre disposition.

Toutefois, l'étude du comportement animal ne peut se poursuivre exclusivement dans la nature. *Nepa rubra* est facile à élever en aquarium, ce qui nous a permis de disposer d'individus à tous les stades larvaires, élevés dans des conditions bien connues, et de suivre le comportement de chaque individu durant toute sa vie.

Le problème que nous nous sommes proposé de résoudre est celui de la capture des proies par un Insecte qui ne manifeste aucun comportement de chasse active. La Nèpe, tapie sur le fond de l'eau, plus ou moins enfouie dans le substratum, ne montre jamais la moindre tentative de recherche d'une proie. Peut-être pourrait-on la classer dans la catégorie des *chasseurs à l'affût*, quoiqu'il soit à peu près indispensable que la proie entre en contact direct avec la Nèpe pour déclencher la capture, comme nous le verrons plus loin.

Le problème consistait à reconnaître la nature des stimuli qui faisaient passer la Nèpe d'un *état statique* sur le fond de l'eau, à un *état dynamique* de prédateur. Nous avons donc entrepris une étude méthodique des réflexes de capture chez *Nepa rubra*, afin d'en établir d'une façon précise le déterminisme sensoriel. Pour ce faire, nous avons utilisé deux méthodes :

- l'observation de la capture de proies vivantes;
- et la stimulation de l'Insecte au moyen de leurres déclencheurs du réflexe de capture.

La mise au point d'une technique d'élevage au laboratoire a tout d'abord été nécessaire. Mais les observations faites en aquarium ont toujours été contrôlées par des études effectuées dans la nature. Nous avons vérifié que le cycle vital observé en élevage correspondait au cycle vital dans le biotope naturel.

Nous avons expérimenté, non seulement sur des Insectes élevés au laboratoire,

mais aussi sur des animaux récoltés abondamment dans la nature, évitant ainsi d'utiliser uniquement du matériel de laboratoire, dont le comportement aurait pu être perturbé par l'élevage et présenter un conditionnement, toujours possible, chez des générations d'Insectes élevés dans un milieu artificiel.

Nous avons pratiqué l'élevage en aquarium de populations de Nèpes, dont nous avons suivi le cycle biologique au cours d'une période aussi longue que possible. Ces Insectes étaient nourris deux fois par semaine avec des larves de *Grillons*; ce rythme alimentaire s'est avéré suffisant pour éviter des cas de cannibalisme, très fréquent chez les animaux vivant en groupe de forte densité.

Pour compléter l'analyse du comportement de capture, nous avons essayé d'induire les réflexes par des stimulations artificielles à l'aide de leurres. A cet effet, nous avons suivi individuellement des Nèpes isolées dans des cristallisoirs. Ces Insectes étaient soumis à un rythme de nutrition différent de celui pratiqué au cours des expériences de capture de proies vivantes. Nous ne nourrissions les individus isolés qu'une seule fois par semaine, toujours avec des larves de *Grillons*, de façon à ce qu'il s'écoule au moins un jour et demi entre le dernier repas et les tests; nos observations sur le comportement de capture ont montré que ce régime alimentaire n'influence pas les réponses aux excitations.

Nos conclusions ont été déduites d'observations faites sur des lots d'individus suffisamment importants, pour traduire ces résultats en pourcentages et en courbes, suivant la *méthode statistique*.

Il n'était pas possible, dans un tel travail, de n'étudier que les stimulations externes. Nous avons aussi abordé le problème de l'interférence de l'état physiologique dans lequel se trouve le sujet sur son comportement de capture, en étudiant ses réactions pendant une période de jeûne prolongé, et au cours de certaines manifestations du cycle biologique, telles que la phase de reproduction.

Enfin, il était intéressant de savoir si le comportement de capture présentait des variations au cours de l'ontogenèse, c'est ce que nous avons étudié sur les cinq stades larvaires de *Nepa rubra*.

L'ensemble de ces recherches a abouti à mettre en évidence la nature des stimuli déclencheurs du comportement de capture chez la Nèpe, et à la découverte de la sphère sensorielle de cet Insecte, en tenant compte des facteurs ontologique et biologique.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DESCRIPTIVE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

Nous décrirons les différentes phases du comportement de capture de la Nèpe, depuis le moment où une proie se déplace à proximité d'elle, jusqu'à celui où la dépouille vidée de son contenu est rejetée.

L'ensemble des actes effectués par la Nèpe constitue le comportement de capture, dont les différentes phases ne sont pas toutes obligatoires, certaines variations pouvant se produire au cours de leurs déroulements.

A. — DESCRIPTION DE LA CAPTURE D'UNE PROIE VIVANTE

1° Position de repos (Pr). — La Nèpe repose, immobile, sur le fond du cristalliseur.

La tête est étendue dans le prolongement du corps, le rostre incliné vers le bas.

Les pattes prothoraciques présentent dans leur attitude les particularités suivantes :

— les tarses s'appliquent sur le fond par leurs extrémités;

— les tibias et les fémurs forment un angle obtus compris entre 95° et 145° , dont l'ouverture est tournée vers le fond.

Les tarses des pattes mésothoraciques et métathoraciques servent de points d'appui au corps.

Les tibias et les fémurs des pattes mésothoraciques forment entre eux un angle obtus.

Les mêmes articles des pattes métathoraciques forment entre eux un angle obtus, plus ouvert que les précédents, et sont très proches du fond.



FIG. 1. — *Position de la Nèpe :*
phase de repos (Pr)
(vue dorsale).

Le siphon affleure à la surface de l'eau et, selon le niveau du liquide, les tarses sont plus ou moins dressés. Si la Nèpe est à peine recouverte d'eau, la région la plus postérieure de l'abdomen repose sur le fond (fig. 1).

2° Prise d'intérêt (Pi). — Si l'on introduit une proie vivante dans le cristallin, ses déplacements déterminent un redressement des tarses et des tibias prothoraciques; le fémur reste parallèle au sol mais pivote autour de son arête dorsale, la face ventrale tournée vers la surface de l'eau. La tête ne bouge pas.

Le temps qui s'écoule entre l'introduction d'une proie dans le cristal-

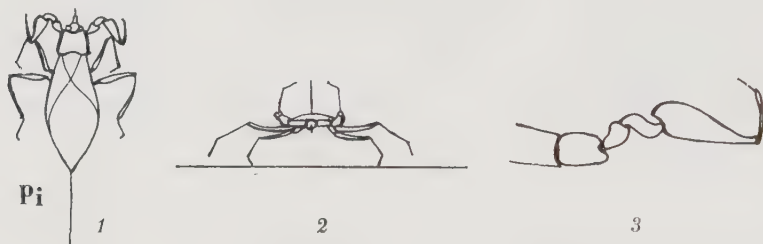


FIG. 2. — Position de la Nèpe : phase de prise d'intérêt (Pi).

1. Pi : vue dorsale.
2. Pi : vue de face.
3. Pi : détails des articles de la patte prothoracique (vue de profil).

linoir et la prise d'intérêt par la Nèpe, dépend des mouvements de la proie. Si celle-ci reste immobile, la Nèpe est indifférente à sa présence (fig. 2).

3° et 4° Orientation (Op) et Déplacement (Dp). — Les pattes mésothoraciques et métathoraciques modifient leur point d'appui et la Nèpe s'oriente exactement dans l'axe de la proie, puis se déplace rapidement dans sa direction. Au cours de ce déplacement, la posture des pattes prothoraciques se modifie : le tarse et le tibia, dans le prolongement l'un de l'autre, sont alors parallèles au sol. Le fémur se retourne, son arête dorsale à l'extérieur, sa face externe du côté du sol; tout l'article forme un angle aigu avec le fond du cristallin, dont le sommet est le coxæ.

Si les mouvements de la proie cessent, la Nèpe reste immobile, les pattes antérieures gardent leur position pendant un certain temps, puis les tarses et les tibias s'abaissent vers le sol, dans la position de repos.

Si dans son déplacement la proie s'éloigne de la Nèpe, celle-ci change son orientation en fonction de la nouvelle position occupée par la proie. Au cours de ce mouvement, les pattes prothoraciques gardent leur position, seules les pattes mésothoraciques se déplacent : le fémur mésothoracique, situé du côté où se porte la proie, se rapproche du

tibia mésothoracique, la patte gardant le tarse comme point d'appui, tandis que la patte symétrique opère le mouvement inverse, c'est-à-dire que le tarse étant utilisé aussi comme point d'appui, l'angle fémur-tibia s'ouvre plus largement. Ensuite, la patte mésothoracique la plus proche de la proie se déplace légèrement, par le rejet en arrière du tarse, tandis que le même article de la patte symétrique avance vers les pattes prothoraciques. Ces divers mouvements peuvent se reproduire plusieurs fois, la Nèpe pouvant décrire un arc de cercle de 90° à 180° ,

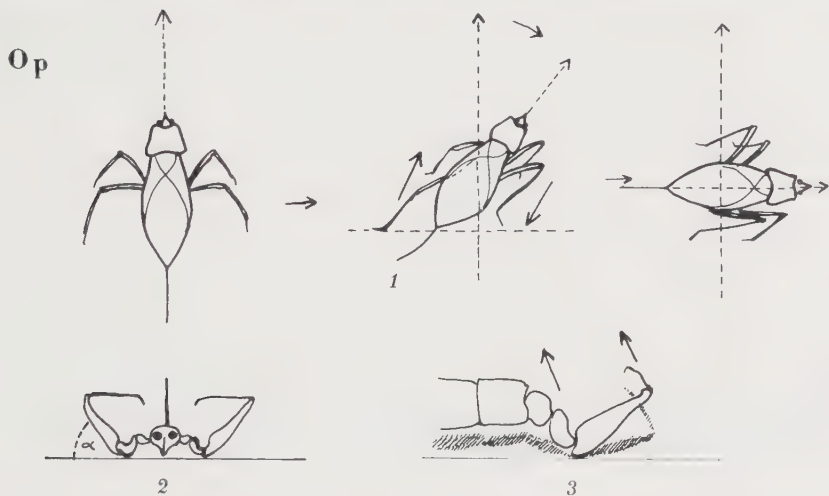


FIG. 3. — *Position de la Nèpe : phase d'orientation (Op).*

1. *Op* : position des pattes métathoraciques et mésothoraciques.
2. *Op* : vue de face.
3. *Op* : position des articles de la patte prothoracique (vue de profil).

si les mouvements de la proie sont très importants. Ces déplacements s'opèrent très rapidement, puis la Nèpe s'approche très vite de la proie. Si, durant ce laps de temps, la proie s'est déplacée, l'orientation et la marche dans sa direction recommencent (fig. 3).

5° Capture de la proie (Cp). — Les déplacements successifs de la Nèpe l'amènent au contact de la proie : celle-ci se trouve alors placée dans l'espace compris entre les pattes prothoraciques redressées et écartées, le moindre de ses mouvements la met en contact avec l'un ou l'autre des articles des pattes prothoraciques. Dès que ce contact est établi, la charnière tibia/fémur de la patte touchée se referme et la proie est capturée. La patte symétrique accroche la proie par les mouvements suivants : le fémur se redresse, amenant l'extrémité du tarse en contact avec la proie, le tarse glisse sur la cuticule de la capture, suivi du tibia qui se replie alors vers le fémur. Si, par ses mouvements

la proie échappe au tibia, le fémur se redresse ou s'écarte, afin d'amener à nouveau le tarse au contact de l'insecte capturé; ces diverses opérations se répètent jusqu'à ce que la proie soit solidement amarrée par les pattes prothoraciques (fig. 4).

6° *Exploration rostrale (Er)*. — La cuticule de la proie bien tendue entre les deux pattes, la tête de la Nèpe se redresse, le rostre s'élève jusqu'à ce que son extrémité touche la proie, et palpe la surface de la cuticule. Ce déplacement est opéré par les deux derniers articles du rostre, qui peuvent effectuer des mouvements circulaires, verticaux et

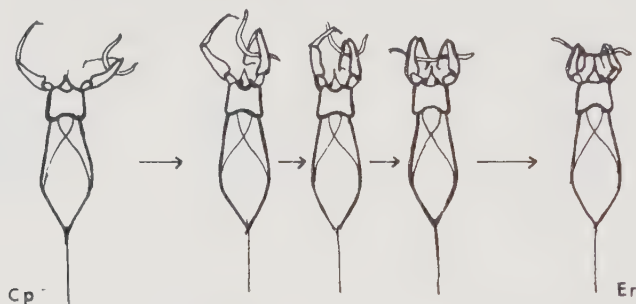


FIG. 4. — *Position de la Nèpe* : phase de capture (Cp) et phase d'exploration rostrale (Er).

Cp, succession des mouvements des pattes prothoraciques aboutissant à la capture de la proie.

Er, position du rostre pendant l'exploration rostrale.

horizontaux, la tête restant immobile; ces divers mouvements constituent la palpation, phase active de l'exploration rostrale.

Au cours de son exploration, le rostre s'arrête de préférence au niveau d'une dénivellation de la surface. Si la zone inventoriée n'en présente pas, la proie est retournée : les tibias et les fémurs relâchent leur pression, l'extrémité des tarses restant en contact avec la proie, celle-ci est retournée, ou déplacée latéralement. Ces mouvements peuvent s'opérer dans toutes les directions et se produire très rapidement.

7° *Piqûre des stylets (Ps)*. — Quand le rostre rencontre une rupture de plan sur la surface de la proie, son exploration cesse et les stylets sortent, perpendiculairement à la cuticule de la proie, et s'enfoncent dans le milieu interne, toujours perpendiculairement s'il s'agit d'une zone profonde telle que l'abdomen, ou tangentiellement si la piqûre s'est produite à l'articulation de deux articles des pattes.

Il arrive que la piqûre ne puisse avoir lieu pour des causes mécaniques : la cuticule de la proie est trop épaisse ou pas assez tendue par suite d'une fausse position entre les pattes de la Nèpe; les stylets sont rétractés et la proie retournée, une nouvelle exploration a lieu suivie d'une nouvelle tentative de piqûre, ceci jusqu'à ce que l'opération réussisse.

8° *Succion de la proie (Sp)*. — Tandis que pénètrent les stylets, l'Insecte rejette de la salive (*Es*) qui joue un rôle important dans la digestion des divers organes internes de la proie. L'examen à la loupe binoculaire des mouvements des stylets à l'intérieur d'une proie transparente (une larve de Chironome par exemple) montre un mouvement de va-et-vient, dû à leur rétraction partielle et à leur extension. Toute la gamme des mouvements du rostre, déjà décrite, aide les stylets à fouiller l'intérieur de la proie. Quand la succion est terminée dans la zone de pénétration, les stylets se rétractent et le rostre s'écarte de la proie. Celle-ci est alors retournée une nouvelle fois, entre les pattes prothoraciques, et la partie du cycle *Er - Ps - Sp* recommence.

Selon la taille de la proie, la succion est plus ou moins complète. Une

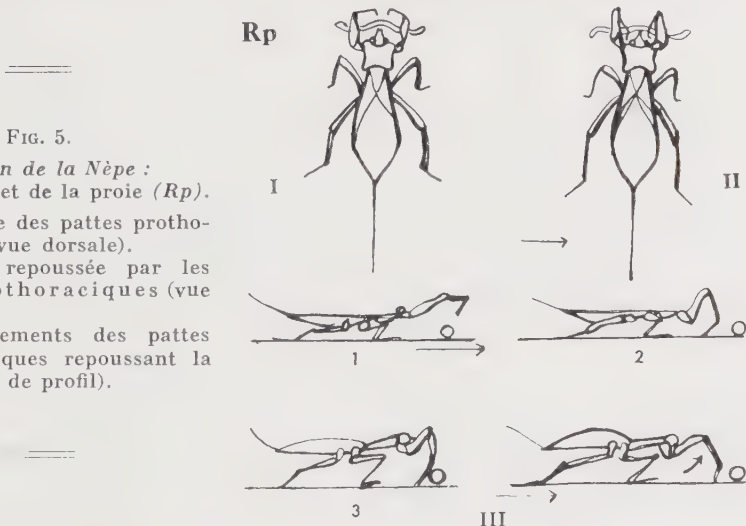


FIG. 5.
*Position de la Nèpe :
phase du rejet de la proie (Rp).*

I : ouverture des pattes prothoraciques (vue dorsale).

II : proie repoussée par les tarsi prothoraciques (vue dorsale).

III : mouvements des pattes prothoraciques repoussant la proie (vue de profil).

larve de Chironome est vidée totalement de sa substance interne, l'abdomen d'un Grillon adulte ne l'est que partiellement. Mais les mouvements des stylets sont identiques, quelle que soit la nature des proies.

9° *Rejet de la proie (Rp)*. — Le repas se termine soit par succion totale de la proie, soit par satiété de la Nèpe. Ce qui reste de la proie est alors rejeté (*Rp*). Les stylets se rétractent; le rostre s'écarte de la cuticule et s'abaisse vers le sol, les deux derniers articles légèrement incurvés vers l'abdomen. La pince fémur/tibia des pattes prothoraciques se relâche, par un déplacement du tibia, qui décrit avec le fémur un angle de 80 à 90°. Simultanément, le fémur se redresse vers la tête. La proie, lâchée, tombe sur le sol; elle est écartée de la Nèpe par une série d'ouvertures et de fermetures de la pince fémur/tibia; au cours de ces mouvements, le tibia prothoracique repousse la proie abandonnée au-delà de la Nèpe (fig. 5).

Résumé. — Le comportement type de capture peut donc se résumer par le cycle suivant : *Pr - Pi - Op - Dp - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

Avec répétition partielle des phases : *Op - Dp* et *Er - Ps - Es - Sp*.

B. — ÉTUDE DES VARIATIONS DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

1° Suppression ou substitution de phase. — L'enchaînement des différentes phases du comportement de capture est rigoureux. Cependant, pour certains cas particuliers de *Pi* et de *Op*, la capture peut être réalisée immédiatement.

PRISE D'INTÉRÊT (Pi). — La proie n'est pas obligatoirement détectée à distance, elle peut entrer directement en contact avec la Nèpe. Si cette rencontre se produit au niveau d'un article quelconque des pattes prothoraciques, la capture se produit immédiatement. Il y a télescopage des phases *Op* et *Dp*, et la séquence des actes devient : *Pi - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

ORIENTATION (Op). — Si la proie, dans son déplacement, rencontre un des articles quelconques des pattes métathoraciques, ou les tarses et tibias des pattes mésothoraciques, les pattes prothoraciques se redressent suivant la posture caractéristique de *Pi* et la Nèpe se retourne du côté de l'impact. Ce mouvement particulier d'orientation (*Op2*) est dû au déplacement très rapide des pattes mésothoraciques, et amène les pattes prothoraciques au contact de la proie. *Op2* remplace *Op* et la capture se schématise ainsi : *Pi - Op2 - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp* (fig. 6).

DÉPLACEMENT (Dp). — Nous verrons que le comportement de capture des larves de Nèpe du premier stade larvaire présente la particularité de ne jamais comporter de phase *Dp*. Cependant, *Op* peut être induit. Dans ce cas, la larve de premier stade de Nèpe oriente ses pattes prothoraciques dans la direction de la proie. Ce mouvement d'orientation est forcément limité à un champ d'action très restreint. Le schéma du comportement de capture de la larve du premier stade se réduit à : *Pi - Op - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

CAPTURE DES PROIES (Cp). — Elle ne peut se produire que lorsque la proie entre en contact avec l'un des articles des pattes prothoraciques. Pour réaliser cette position, la Nèpe peut se déplacer vers la proie, si celle-ci est à quelques centimètres, ou se retourner vers la région excitée, si la proie a touché l'un des articles des pattes métathoraciques ou les tarses et tibias des pattes mésothoraciques. Mais si l'impact s'est produit sur l'un des fémurs mésothoraciques, les pattes prothoraciques opèrent un mouvement particulier (*Ar*) : les fémurs prothoraciques se retournent, leur arête dorsale appliquée parallèlement au prothorax, les tarses et tibias dans le prolongement l'un de l'autre (fig. 6). La proie est alors mise en contact avec les pattes prothoraciques et les conditions de capture sont réalisées. On obtient une variante du schéma de comportement de capture, où les phases *Op* et *Dp* sont remplacées par *Ar* : *Pi - Ar - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

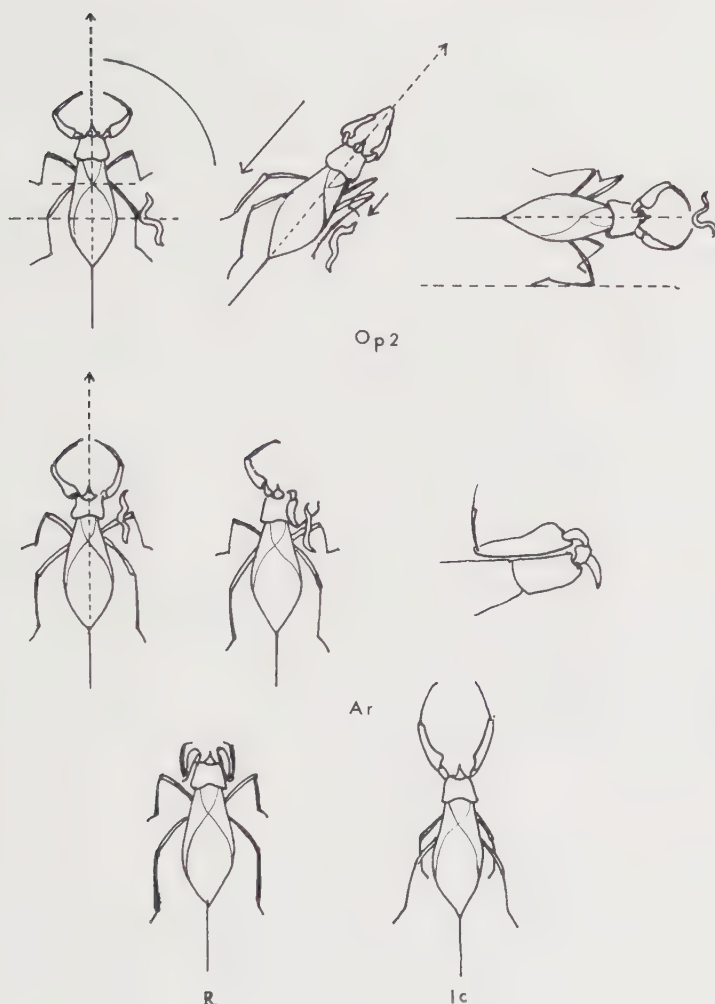


FIG. 6. — Positions de la Nèpe : phases Op2 - Ar - R - Ic.

Op2 : orientation de la Nèpe après stimulation de la patte métathoracique.

Ar : rejet de la patte prothoracique après stimulation du fémur mésothoracique.

R : retrait des pattes prothoraciques.

Ic : inhibition.

EXPLORATION ROSTRALE ET SUCCION (*Er* et *Sp*). — Aucune de ces phases *Er* et *Sp* n'a pu être induite en dehors d'une capture de la proie par les pattes prothoraciques. Une proie vivante non maintenue par les pattes prothoraciques, mais excitant le rostre, ne déclenche pas *Er*, pas plus qu'un fragment d'abdomen de grillon présenté de la même façon. Il y a donc nécessité de la phase *Cp* avant le déclenchement du reste du cycle, c'est-à-dire avant le déclenchement de *Er* et des phases qui lui succèdent.

REJET DE LA PROIE (*Rp*). — Cependant, la capture d'une proie ne déclenche pas toujours l'exploration rostrale. Dans certains cas, les pattes prothoraciques peuvent conserver la proie solidement maintenue pendant quelques minutes (cinq au maximum d'après nos observations) sans qu'il y ait d'exploration rostrale; au bout d'un moment, la proie est rejetée (*Rp*). Dans ces conditions, le cycle du comportement de capture est très raccourci. Le rejet de la proie peut intervenir à tout moment dans le schéma de capture, aussi bien après *Er* qu'après *Ps* ou *Es* (fig. 5).

Résumé. — Le comportement de capture présente une succession de neuf phases qui s'enchaînent de la façon suivante : *Pi - Op - Dp - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

Des variantes peuvent être observées :

a) Par suppression de phases :

— Suppression de phases précédant *Cp*.

C'est le cas de la suppression des phases *Op* et *Dp*. Le schéma du comportement de capture se réduit à sept phases, qui sont : *Pi - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

— Suppression de phases succédant à *Cp*.

Le schéma du comportement de capture comprend alors un nombre de phases pouvant aller de huit à cinq, et qui sont :

— au nombre de huit, par suppression de la phase de succion *Sp* : *Pi - Op - Dp - Cp - Er - Ps - Es - Rp*;

— au nombre de sept, par suppression des phases émission de salive *Es* et succion *Sp* : *Pi - Op - Dp - Cp - Er - Ps - Rp*;

— au nombre de six, par suppression des phases succédant à l'exploration rostrale *Er* : *Pi - Op - Dp - Cp - Er - Rp*;

— au nombre de cinq, par rejet de la proie après la capture : *Pi - Op - Dp - Cp - Rp*.

b) Par substitution de phases : Les seules substitutions de phases que nous ayons observées, ont trait aux phases d'orientation *Op* et de déplacement *Dp*.

— *Op* et *Dp* sont remplacés par un mouvement unique *Op2*, qui est un déplacement orienté de l'Insecte; le schéma du comportement de capture devient : *Pi - Op2 - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

— *Op* et *Dp* sont remplacés par un mouvement unique des pattes prothoraciques : *Ar*, qui est un déplacement orienté de ces pattes vers la région postérieure de l'Insecte; le schéma du comportement de capture devient : *Pi - Ar - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

2° Enchaînement des réflexes dans le complexe instinctif. — Il résulte de nos observations que la détection des proies par la Nèpe peut se faire soit à distance, soit par contact de la proie avec un article quelconque des pattes. Une fois la prise d'intérêt déclenchée, l'approche de la proie est réalisée par divers mouvements d'orientation amenant les pattes prothoraciques en contact avec la proie. Dès la capture réalisée, on assiste soit au rejet de la proie, soit à son ingestion après l'exploration rostrale, la piqure des stylets, l'émission de salive, la succion, suivie du rejet de la cuticule vidée; cette série d'actes ne se produit jamais en dehors de la capture par les pattes prothoraciques. L'enchaînement des mouvements amenant à la succion de la proie est obligatoire, mais non suffisant, car, au cours ou après chaque phase du comportement de capture, la proie peut être rejetée. Le fait qu'il puisse y avoir capture sans conduire obligatoirement à l'ingestion de la proie,

montre qu'il existe des degrés dans les différents temps du complexe instinctif.

La prise d'intérêt dépend surtout des mouvements de la proie, que celle-ci soit à distance ou au contact de la Nèpe. Une proie immobile n'est pas stimulante, de même qu'un impact trop faible, et, pour un stimulus donné, la prise d'intérêt varie beaucoup d'intensité selon que la proie touche l'une ou l'autre des paires de pattes.

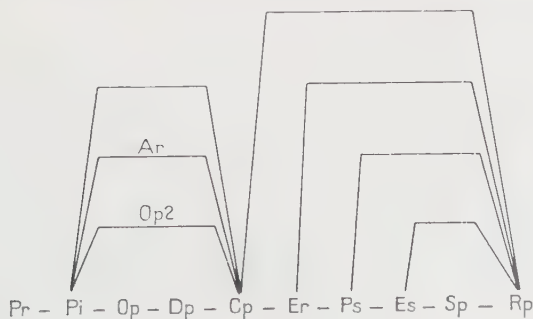
Enfin, il est possible d'observer une inhibition du comportement de capture : lorsqu'une proie trop grosse ou trop agitée rencontre la Nèpe, celle-ci peut adopter une position de rétraction des pattes prothoraciques (*R*), consistant en un repli du tarse et du tibia sur le fémur, lui-même appliqué le long du prothorax, de part et d'autre de la tête (voir schéma). Dans le cas d'une rétraction des pattes prothoraciques, la Nèpe passe directement de la position de repos *Pr* à la posture de rétraction *R*. Enfin, si l'agitation de la proie continue, la Nèpe entre alors en catalepsie : les trois paires de pattes sont en flexion, les pattes prothoraciques étant le plus souvent étendues dans l'axe du corps. L'inhibition complète (*Ic*) n'a été que très rarement observée au cours de nos expériences (fig. 6).

Bien souvent, des tentatives de capture infructueuses provoquent un déplacement de l'Insecte dans la direction opposée à la proie.

On trouvera plus loin l'analyse expérimentale du comportement de capture à l'aide de leurres, montrant quelles sont les conditions *internes* et *externes* réglant les divers réflexes de la séquence.

CONCLUSION

L'observation de la capture des proies vivantes chez *Nepa rubra* met en évidence neuf phases dans le comportement de capture, depuis la prise d'intérêt (*Pi*), marquant la transition entre le comportement de repos (*Pr*) et le comportement de capture, jusqu'au rejet de la proie (*Rp*), marquant la fin du comportement de capture. Chacune de ces phases peut être caractérisée par une position particulière des pattes prothoraciques, celles-ci jouant le rôle déterminant dans la capture. Nous avons schématisé l'enchaînement des différentes phases du comportement de capture de la façon suivante :



Il résulte de ce tableau que la plus simple expression du comportement de capture se traduit par les phases : *Pr - Pi - Cp - Rp*.

La nature des stimuli induisant le mouvement des pattes prothoraciques, l'intensité de ces stimuli, le rôle de l'état interne de la Nèpe, et celui des mouvements de la proie, sont analysés dans les chapitres suivants, où nous avons montré que la capture des proies était la résultante d'une série de stimulations externes et d'un état interne plus ou moins réceptif.

CHAPITRE II

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

Les Nèpes se nourrissent de tous les petits animaux qu'on met à leur portée; elles sont même capables de s'attaquer à une proie aussi grosse qu'elles.

Le biotope habituel de *Nepa rubra* est la frange littorale des mares et des étangs, les petits rus des prairies ou les ornières remplies d'eau des chemins conduisant aux étangs. Ce biotope est caractérisé par une très faible profondeur d'eau : entre 1 et 5 cm, un fond vaseux ou sablonneux. La Nèpe vit appliquée sur le fond, partiellement recouverte de vase, de sable, qu'elle ramène sur elle, au moyen de ses pattes métathoraciques. Sa position est toujours telle, que l'extrémité distale de son siphon émerge à la surface de l'eau. Le biotope des larves est le même que celui de l'imago; on les trouve fréquemment, aussi, sur les tiges et les feuilles des plantes aquatiques littorales.

Pour étudier expérimentalement le comportement de capture des Nèpes, nous avons essayé de reconstituer le biotope naturel. Les individus en expérience sont isolés dans des cristallisoirs de 9 cm de diamètre, dont le fond est recouvert de sable de Fontainebleau, sur une hauteur de 0,5 cm; une quantité d'eau suffisante est introduite dans le cristallisoir, de façon à atteindre un niveau de 1 cm.

Nous avons d'abord étudié l'influence de la *nature des proies* proposées à la Nèpe imaginale et aux cinq stades larvaires. La proie choisie était introduite dans le cristallisoir et les réactions de l'Insecte étaient notées.

Nous nous sommes limitée à trois catégories de proies : proies de type *Corixidæ*; proies de type *larve de Chironome*; proies de type *Gerris*.

Parmi les *Corixidæ*, nous avons choisi des larves et des imagos de *Sigara* et des larves de *Corises*. Ces espèces ont l'avantage d'offrir des proies de tailles différentes et sont tout à fait comparables par leur comportement. Nous n'avons pas utilisé de *Corise* imago : ces Hémiptères ont besoin d'un volume d'eau plus important, pour se déplacer, que celui offert par notre dispositif expérimental. Nos tests ont porté sur une gamme de *Corixidæ* dont les tailles variaient de 2 à 8 mm.

Deux types de larve de *Chironome* ont été choisis, l'un d'une longueur de 0,95 cm à 1 cm, l'autre de 2,1 cm.

Les larves de *Gerris* et l'imago nous ont fourni des proies dont la taille variait de 2 à 11 mm, présentant toutes le même mode de déplacement.

Les Corixidæ nagent avec rapidité : elles se déplacent brusquement, atteignent un bord du cristalliseur, heurtent la paroi, puis repartent en suivant le bord du récipient, ou en sens opposé, virant brusquement à angle droit. Cette nage est interrompue par des moments de repos sur le fond. Au cours de ces arrêts, la *Sigara* demeure immobile ou agite lentement les pattes métathoraciques, ou bien les frotte vigoureusement contre ses hémélytres, ou contre la région dorsale s'il s'agit d'une larve; puis elle quitte brusquement le fond et reprend sa nage.

Il était intéressant de comparer la capture d'un tel Insecte à nage rapide avec celle d'une larve de Chironome, dont le déplacement est moins vif, la larve ondulant soit sur le fond, soit à une faible distance de celui-ci, dans les conditions de nos expériences.

Les déplacements par bonds et glissements à la surface de l'eau des *Gerris* offrait un troisième type de comportement de proie, bien différent des précédentes.

A. — RÉACTIONS OBSERVÉES EN PRÉSENCE DES DIFFÉRENTS TYPES DE PROIES

1° Réactions observées en présence de Sigara fossarum. — Une *Sigara fossarum* est déposée dans le cristalliseur à 9 cm de la Nèpe (cette distance est calculée de la tête de la Nèpe au prothorax de la *Sigara*). Les déplacements de la proie provoquent la prise d'intérêt de la Nèpe, soit par contact direct avec les pattes prothoraciques du prédateur, soit en nageant dans un périmètre de 1,5 à 2 cm autour de la tête de la Nèpe.

Dès que *Pi* est déclenché, les phases suivantes du comportement de capture : *Op* et *Dp*, se succèdent très rapidement. La mobilité de la Nèpe est très grande et la capture est réalisée en moins d'une minute.

Si la *Sigara* arrête sa nage pour se poser sur le fond, la Nèpe arrête immédiatement son déplacement, mais peut conserver pendant un temps variable, suivant son degré d'excitation, la posture *Pi*. La poursuite reprend en même temps que la nage de la proie si *Pi* n'a pas cessé, sinon une nouvelle stimulation doit se produire pour déclencher la capture.

2° Réaction observée en présence de larve de Chironome. — Une larve de Chironome, de 2 cm de long, est introduite dans le cristalliseur, à 9 cm de la Nèpe. Le Chironome rampe sur le fond lentement, tout en ingurgitant des grains de sable. Il quitte parfois le fond pour exécuter des mouvements de nage en zig-zag. *Pi* n'a lieu que lorsque le ver se déplace à proximité des pattes prothoraciques, dans une sphère de 1,5 cm de diamètre centrée sur la tête de la Nèpe, c'est-à-dire pratiquement dans l'espace délimité par les pattes prothoraciques. Dans

cette position, un contact se produit toujours entre la larve et l'un des articles des pattes prothoraciques. Le mouvement de prédation suit aussitôt *Pi* et, presque toujours, la capture est réussie.

Cependant, il est possible que la larve s'échappe et atteigne une zone située à 2 cm de la Nèpe, qui ne réagit plus. Nous n'avons observé que rarement la phase *Dp* du comportement de capture.

3° Réactions observées en présence de *Gerris*. — Un *Gerris najas* est déposé à la surface de l'eau, à 9 cm de la Nèpe. Aussitôt, il exécute des sauts de droite et de gauche. Dès le premier saut, la Nèpe prend la position caractéristique de *Pi* et s'oriente dans la direction de l'Insecte. Dans cette position, les tarsi des pattes prothoraciques affleurent à la surface de l'eau. Aucune poursuite du *Gerris* n'est jamais entreprise, seul le hasard conditionne la capture. Si l'un des bords du *Gerris* l'amène en contact avec l'un des tarsi, la charnière tibia/fémur de la patte prothoracique se referme; cette tentative de capture n'est pas toujours suivie de succès. La capture n'est réussie que lorsque l'une des pattes du *Gerris* se trouve emprisonnée par la Nèpe, celle-ci a alors la possibilité d'entraîner le *Gerris* vers le fond, et elle peut saisir l'abdomen de l'Insecte avec sa patte prothoracique restée libre.

Conclusion. — De cette série d'observations nous pouvons conclure :

— que la proie doit se mouvoir pour déclencher le comportement de capture. Toutefois, les mouvements de la proie sont insuffisants, il faut une stimulation directe sur l'un des articles des pattes prothoraciques, ou bien que la proie évolue dans un périmètre restreint autour de ces mêmes pattes.

— que les différentes phases du comportement de capture s'enchaînent. *Op*, qui succède à *Pi*, est stimulé par les déplacements de la proie. *Dp*, peut varier depuis un simple déplacement du tibia le plus proche de la proie, à un déplacement de tout le corps, qui se place dans l'axe de la proie.

— que les déplacements de la Nèpe en direction de la proie ne se produisent que lorsque celle-ci a une nage rapide, comme les Corixidæ; ni la reptation des larves de Chironome ni les sauts des *Gerris* n'induisent cette phase du comportement de capture.

— que les différences observées dans les réactions de la Nèpe devant diverses catégories de proies, paraissent liées aux mouvements particuliers de celles-ci. Ainsi, pour les deux catégories de proies se déplaçant dans l'eau : les Corixidæ et les larves de Chironome, les premières à nage rapide sont plus stimulantes que les secondes. Pour les proies de surface, seuls leurs sauts sont stimulants.

Ces observations montrent que la *nature des proies* influence le comportement de capture. On peut se demander si seul le *mode de déplacement* de la proie et *sa position* par rapport à la Nèpe interviennent, et si tous les facteurs physiques caractérisant une proie ne jouent pas, eux aussi, un rôle plus ou moins excitant; enfin, si la combinaison de plusieurs facteurs ne modifie pas le comportement de capture.

B. — INFLUENCE DE LA NATURE DES PROIES

Nous avons étudié cette influence par rapport à la *taille des proies*, à leur *vitesse de déplacement*, à leur *activité*, à leur *position par rapport au prédateur*. Nous avons également observé les réactions par rapport à une *proie blessée* et nous avons recherché dans quel cas la Nèpe *fuit* la proie proposée.

1° Influence de la taille des proies. — Dans les trois catégories de proies choisies, nous avons proposé aux cinq stades larvaires et à l'imago de *Nepa rubra* des individus de taille variable :

proies de type Corixidæ : larves de *Sigara* : 2 mm, 4 mm, 5 mm; *Sigara fossarum* : 5,5-6 mm; *S. salzbergerhi* : 8 mm.

proies de type larve de Chironome : larve de Chironome : 9,5-10 mm, 21 mm.

proies de surface : larve de *Gerris* : 2 mm, 3 mm, 6 mm, 7 mm, 8 mm; *Gerris najas* : 11 mm.

L'influence de la taille des proies varie selon la séquence de comportement du schéma de capture considérée. Nous analyserons successivement son rôle au cours du déroulement de la capture.

a) INFLUENCE DE LA TAILLE DES PROIES SUR LA PHASE *Pi*. — A l'exception des Insectes de surface, la phase *Pi* a toujours lieu, quelle que soit la taille des proies :

— quand la proie stimule directement les pattes prothoraciques;

— quand elle produit un impact sur un article quelconque des trois paires de pattes;

— quand la proie évolue dans un périmètre de 1,5 à 2 cm autour des pattes prothoraciques. Dans un paragraphe suivant : « Limite de position des proies », nous indiquons les zones au-delà desquelles une proie perd toute influence sur le comportement de capture.

En ce qui concerne les proies de surface, jusqu'à la taille de 2 mm elles stimulent la phase *Pi*, pour tous les stades larvaires et l'imago de *Nepa rubra*. Au-delà de cette grandeur, les premiers et seconds stades larvaires de Nèpe ne réagissent plus à leur déplacement.

b) INFLUENCE DE LA TAILLE DES PROIES SUR LA PHASE *Op*. — Au *premier stade larvaire*, la Nèpe ne s'oriente que vers une petite proie de l'ordre de grandeur de 2 mm; au-delà de cette taille, il n'y a pas de mouvement *Op* quel que soit le mode de déplacement de la proie.

Au *deuxième stade*, *Op* est provoqué par toute une gamme de proies, n'excédant pas une taille de 2 mm pour les proies de type *Gerris*, 6 mm pour les Corixidæ et 10 mm pour les larves de Chironome.

Puis du *troisième au cinquième stade larvaire*, toutes les proies stimulent l'orientation, sauf les gros *Gerris* pour le troisième stade.

Il en va différemment pour l'imago, qui ne s'oriente pas pour les Corixidæ de taille inférieure à 5 mm, ni pour les *Gerris* de 6 mm.

Ces résultats sont illustrés par le tableau 1, exprimant des moyennes relevées sur 25 individus de chaque stade.

TABLEAU 1 — ORIENTATION DE LA NÈPE SUIVANT LA TAILLE DE LA PROIE

Légende : — = mouvement d'orientation.

0 = pas de mouvement d'orientation.

PROIE \ NÈPE	1 ^{er} stade	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	Imago
<i>Corixidæ.</i>						
2 mm	—	—	—	—	—	0
4 mm	0	—	—	—	—	0
5 mm	0	—	—	—	—	—
5,5-6 mm	0	—	—	—	—	—
8 mm	0	0	—	—	—	—
<i>Larve de Chironome.</i>						
9,5-10 mm	0	—	—	—	—	—
21 mm	0	0	—	—	—	—
<i>Gerris.</i>						
2 mm	—	—	—	—	—	0
3 mm	—	—	—	—	—	0
6 mm	—	—	—	—	—	—
7 mm	—	—	—	—	—	—
8 mm	—	—	0	—	—	—
11 mm	—	—	0	—	—	—

c) INFLUENCE DE LA TAILLE DES PROIES SUR LE DÉPLACEMENT, LORS DE LA PHASE *Dp*. — C'est à cette phase du comportement de capture que l'influence de la taille des proies est le plus sensible.

Aucune des proies proposées n'a provoqué *Dp* pour la Nèpe du 1^{er} stade. Ces mouvements sont aussi extrêmement rares pour celle du 2^e stade larvaire, nous ne les avons observés que pour une proie de 2 mm de long.

La Nèpe du 3^e stade ne poursuit plus les *Corixidæ* d'une longueur supérieure à 4 mm. Enfin, il y a *Dp* pour la larve de Chironome de 1 cm et non pour le type *Gerris*, sauf parfois pour les larves de *Gerris* de très petite taille : 2 mm.

La Nèpe du 4^e stade est plus active, elle poursuit les *Corixidæ* jusqu'à une taille de 8 mm, les larves de Chironome, sauf les très longues (plus de 21 mm), et les *Gerris* de 3 à 7 mm.

Au contraire, pour la Nèpe du 5^e stade larvaire et pour l'imago, ce sont les petites proies qui ne sont pas poursuivies (moins de 4 mm pour les *Corixidæ* et moins de 6 mm pour les *Gerris*), tandis que les autres sont recherchées. Les proies de type *Gerris* donnent des résultats particuliers : ni les petites, ni les grosses proies ne sont stimulantes. Seules

celles de taille intermédiaire sont efficaces. La réaction de la larve du 5^e stade est intéressante si on la compare avec celle du 4^e stade et à celle de l'imago. Certaines proies de petite taille, qui excitent le 4^e stade, ne sont plus efficaces au stade suivant et le redeviennent pour l'imago, qui est moins sensible à la taille des proies.

Le tableau 2 rend compte de ces résultats :

TABLEAU 2. — DÉPLACEMENT DE LA NÈPE EN FONCTION DE LA TAILLE DES PROIES

Légende : — = déplacement vers la proie.

rare = 25 à 30 % de déplacement vers la proie.

0 = pas de réaction.

PROIE \ NÈPE	1 ^{er} stade	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	Imago
<i>Corixidæ.</i>						
2 mm	0	—	—	—	0	0
4 mm	0	0	—	—	—	0
5 mm	0	0	0	—	—	—
5,5-6 mm	0	0	0	—	—	—
8 mm	0	0	0	—	—	—
<i>Larve de Chironome.</i>						
9,5-10 mm	0	rare.	—	—	—	rare.
21 mm	0	0	0	rare.	rare.	0
<i>Gerris.</i>						
2 mm	0	rare.	rare.	rare.	rare.	rare.
3 mm			0	—	0	0
6 mm			0	—	0	—
7 mm			0	—	—	—
8 mm			0	0	0	0
11 mm			0	0	0	0

d) INFLUENCE DE LA TAILLE DES PROIES SUR LA PHASE *Cp*. — Le tableau 3 rend compte des réussites de la capture des proies par les cinq stades larvaires et l'imago de Nèpe.

Proies de type Corixidæ. — Les Nèpes des 4^e et 5^e stades larvaires et les imagos capturent facilement leurs proies, quelle que soit leur taille. Beaucoup de ces captures sont réalisées au passage de la proie, qui excite les pattes prothoraciques de la Nèpe, déclenchant le mouvement de prédation.

Les Nèpes des 2^e et 3^e stades larvaires, réalisent la phase *Cp* dans les mêmes conditions que les Nèpes des stades précédents, sauf pour les grosses proies, plus rapides, qui s'échappent plus facilement. Déjà, au 2^e stade larvaire, la capture des proies de 5 à 6 mm de long n'est réussie qu'après plusieurs tentatives infructueuses.

Quant aux Nèpes du premier stade larvaire, elles capturent uniquement les petites proies, inférieures à 4 mm de longueur.

Proies de type larve de Chironome. — Les larves de Chironome sont toujours capturées, sauf par le 1^{er} stade larvaire de Nèpe. Les larves de Chironome, non seulement ne sont pas capturées par le 1^{er} stade larvaire de Nèpe, mais encore sont capables d'induire un réflexe de fuite.

Proies de type Gerris. — Les proies de type *Gerris* sont difficilement capturées, elles ne le sont jamais par les deux premiers stades larvaires de Nèpe; les larves du 3^e stade font des tentatives de capture au passage de ces proies, lorsque celles-ci ont plus de 6 mm de longueur, mais ces essais de capture sont toujours des échecs, même s'ils aboutissent à l'emprisonnement d'une patte. Les Nèpes de 4^e stade ne capturent jamais les proies de 2 mm, mais on enregistre des captures pour celles de 3 à 7 mm de long; au-delà de cette taille, on n'observe plus que des échecs, dus à la trop grosse taille des *Gerris*. La Nèpe du 5^e stade réussit ses captures pour des proies de 2 à 7 mm, ensuite il n'y a plus que des tentatives qui n'aboutissent pas. L'imago, au contraire, parvient à juguler les proies de 6 à 11 mm; en dessous de 6 mm, il y a tentative de capture seulement au passage de la proie.

TABLEAU 3. — INFLUENCE DE LA TAILLE DES PROIES SUR LA PHASE Cp

Légende : — = capture réussie.

tentative = le % de réussite de capture ne dépasse pas 10 %.

0 = pas de capture.

PROIE \ NÈPE	1 ^{er} stade	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	Imago
<i>Corixidæ.</i>						
2 mm	—	—	—	—	—	—
4 mm	—	—	—	—	—	—
5 mm	0	—	—	—	—	—
5,5-6 mm	0	—	—	—	—	—
8 mm	0	0	0	—	—	—
<i>Larve de Chironome.</i>						
9,5-10 mm	0	—	—	—	—	—
21 mm	0	—	—	—	—	—
<i>Gerris.</i>						
2 mm	0	0	0	0	—	tentative.
3 mm	—	—	0	—	—	»
6 mm	—	—	tentative.	—	—	—
7 mm	—	—	»	—	—	—
8 mm	—	—	»	tentative.	tentative.	—
11 mm	—	—	»	»	»	—

CONCLUSION. — La taille des proies influence le comportement de capture de l'imago de *Nepa rubra* et de ses cinq stades larvaires. Toute proie, de quelque taille qu'elle soit, qui entre en contact avec les pattes prothoraciques de la Nèpe, déclenche la prise d'intérêt. Mais toutes les

séquences du comportement de capture ne se déroulent pas forcément après la prise d'intérêt. Un rapport évident existe, inversement proportionnel, entre la taille des proies et celle du prédateur. Cette influence est particulièrement sensible sur l'*orientation* en direction de l'*Insecte* et, beaucoup plus encore, sur le *déplacement*.

La *capture* proprement dite est moins influencée par la taille des proies. En effet, nous savons que la phase *Cp* peut se produire après le déroulement de la séquence complète du comportement de capture : *Pi - Op - Dp - Cp*, mais aussi suivant une séquence plus réduite : *Pi - Cp*, ce qui se produit généralement lorsque *Pi* a été déclenché par un contact direct de la proie avec les pattes prothoraciques. C'est ainsi que les proies de type *Gerris* et les larves de *Chironome*, qui ne stimulent pas *Dp*, sont cependant capturées après le déclenchement de *Pi* par contact.

2° *Influence du comportement de la proie sur le comportement de capture de la Nèpe.* — La taille des proies n'explique pas seule l'ensemble des résultats que nous avons consignés dans le paragraphe précédent. Le comportement même de la proie joue son rôle dans le comportement de capture de la Nèpe.

Les proies de type *Corixidæ*, à la nage rapide interrompue par des stations de repos, sont les plus stimulantes. Le pourcentage de rencontres entre la proie et le prédateur est plus grand, facilitant la capture en multipliant les stimulations soit par contact direct avec les pattes prothoraciques de la Nèpe, soit en déclenchant les phases *Op* et *Dp*. D'autre part, la nage rapide des proies crée un courant d'eau non négligeable, qui entretient l'excitation et facilite le déplacement des Nèpes.

Les larves de *Chironome* ont une nage en zig-zag rapide, mais dans les conditions où nous les plaçons, c'est-à-dire dans un faible volume d'eau, cette nage est moins fréquente que la reptation sur le fond, au cours de laquelle la larve absorbe des grains de sable. Ce mode de déplacement n'est pas stimulant pour la Nèpe et n'induit pas *Dp*; tout au plus observe-t-on des mouvements d'orientation, après une tentative de capture infructueuse. En général, *Cp* suit *Pi*, quand la prise d'intérêt est déclenchée par un déplacement du ver au voisinage des pattes prothoraciques, et est presque toujours réussie. Si les mouvements des *Chironomes* ne sont pas rapides, ils sont assez importants pour empêcher leur capture par une larve de Nèpe du 1^{er} stade.

Le comportement des Nèpes à l'égard de proies du type *Gerris* est plus complexe. Les bonds du *Gerris* à la surface de l'eau sont d'excellents stimulants et *Pi* est déclenchée même sans contact. Bien que ces sauts soient insuffisants pour provoquer *Dp*, la Nèpe peut s'orienter par rapport aux mouvements de la proie et tenter la capture à son passage.

Note. — Nous avons observé un comportement particulier de *Nepa rubra* dans le cas où une *Sigara* est posée à 2 cm du prédateur et sort de son immobilité pour frotter ses hémélytres avec ses pattes métathoraciques. Ces légers mouvements

excitent la Nèpe qui abaisse ses pattes prothoraciques parallèlement au sol, sans le toucher, et qui rectifie son orientation par rapport à la proie en se déplaçant très lentement par des mouvements légers des pattes mésothoraciques, de façon à placer l'axe de son corps dans la direction de la proie. Puis la Nèpe avance doucement vers la *Sigara*, jusqu'à la frôler avec ses pattes prothoraciques, à ce moment la capture est tentée et rarement réussie, la proie parvenant presque toujours à fuir.

CONCLUSION. — Les proies proposées aux Nèpes influencent le déroulement de la capture. Les proies à nage rapide sont les plus stimulantes, les possibilités de rencontre entre la proie et le prédateur étant multipliées. La reptation des larves de Chironome est de peu d'intérêt, tandis que les sauts des proies de type *Gerris* sont plus efficaces, puisqu'ils induisent *Pi* et *Op*, mais ils sont insuffisants pour déclencher tout le reste du cycle.

3° Influence des blessures de la proie sur le comportement de capture. — Nous avons recherché si l'hémolymphe d'une proie augmentait l'excitabilité des Nèpes vis-à-vis de cette proie.

Ce test a été réalisé avec des larves de Chironome et de Grillon. Une larve de Chironome sectionnée est délicatement introduite dans le cristalliseur, entre les pattes prothoraciques de la Nèpe. Dans ces conditions, le sang de la proie se répand en direction du rostre des Nèpes, ce qui ne déclenche aucune stimulation. Le segment de Chironome, malgré sa blessure, n'a pas perdu pour autant tout caractère stimulant pour la Nèpe, car si au hasard de ses déplacements le prédateur rencontre la proie, les pattes prothoraciques s'en saisissent et le reste du cycle est bouclé.

Au laboratoire, les Nèpes de nos élevages sont nourries de larves de Grillon déposées à la surface de l'eau. Nous avons présenté aux Nèpes des fragments d'abdomen de Grillon, placés, sans les toucher, entre leurs pattes prothoraciques. Dans ces conditions, comme pour les Chironomes, l'hémolymphe de Grillon ne provoque aucune stimulation; et dans ce cas également, si le fragment de Grillon est touché par les pattes prothoraciques de la Nèpe, il est aussitôt capturé et sucé.

CONCLUSION. — Quel que soit le stade larvaire des Nèpes, la présence d'une proie lésée à proximité du rostre et des pattes prothoraciques ne déclenche à distance aucune réaction. Cependant, le fragment de proie a conservé toutes ses facultés stimulantes, puisqu'il est toujours capturé quand les pattes prothoraciques de la Nèpe le touchent, l'excitation provoquée par le contact amène la capture, suivie du repas.

4° Influence du mouvement de la proie sur le comportement de capture de la Nèpe. — L'observation des captures par les imagos et les cinq stades larvaires de *Nepa rubra* apprend que le mouvement de la proie est un facteur important de stimulation. En effet, quel que

soit l'âge des Nêpes, quelle que soit la proie, dès que cette dernière cesse toute activité, *Dp* d'abord, puis *Op* ensuite s'arrêtent aussitôt. Si l'immobilité de la proie se prolonge, *Pi* se relâche, les pattes prothoraciques se reposent sur le fond, adoptant la posture *Pr*.

Non rarement, nous avons observé que la proie s'arrête de nager et se pose sur le sol au contact de la Nêpe, sans effectuer le moindre mouvement. Malgré le contact, la présence toute proche de la proie n'est pas stimulante, ce qui confirme aussi l'absence de toute stimulation chimique, déjà remarquée avec les tests de proies lésées.

Il existe des degrés d'excitabilité dus à l'activité de la proie. Nous avons constaté qu'une larve de Corixidæ, posée à proximité d'une Nêpe et frottant ses pattes métathoraciques contre ses hémélytres, peut induire un comportement de capture particulier de la part de l'imago. Celui-ci s'oriente et se déplace lentement en direction de l'Insecte. Toutefois, dans ces conditions, nous n'avons jamais observé la phase *Dp* chez les cinq stades larvaires de la Nêpe.

Une fois la capture réalisée, les mouvements de la proie peuvent devenir des mouvements de défense et faire lâcher prise au prédateur, selon l'importance de l'agitation de la proie. Les *Gerris* capturés par l'une de leurs pattes parviennent fréquemment à se dégager; les larves de Chironome capturées finissent souvent par faire se relâcher l'étreinte fémur/tibia des pattes prothoraciques de la Nêpe, en s'enroulant autour du prédateur et en agitant vigoureusement leurs segments. A la limite, l'agitation des Chironomes provoque la fuite des premiers stades larvaires de Nêpe.

5° Influence de la distance de la proie sur le déclenchement du comportement de capture. — Nous avons vu que la prise d'intérêt pouvait être stimulée par les déplacements d'une proie à une certaine distance de la Nêpe.

Une proie évoluant à 1 cm de la tête d'une Nêpe du 1^{er} stade larvaire est susceptible de déclencher *Pi* s'il s'agit d'une Corixidæ. Les larves de Chironome sont sans effet à distance, et seul les sauts des larves de *Gerris* de 2 mm de long sont stimulants, dans un périmètre de 2 cm autour de la jeune larve.

Chez la Nêpe du 2^e stade larvaire, la sphère d'excitabilité est de 2 cm pour toutes les proies de type Corixidæ, les larves de Chironome et les *Gerris* de 2 mm de long. Toutefois, les sauts des *Gerris* de plus grande taille (< à 2 mm) favorisent *Pi* et augmentent la longueur du rayon de la sphère de sensibilité qui passe de 2 à 4 cm.

Pour les Nêpes des 3^e et 4^e stades larvaires, on observe un rapport entre la taille des proies et leur position limite. Pour les proies de type Corixidæ ou larves de Chironome, plus la proie est grande, plus le rayon de la sphère d'excitabilité des Nêpes du 4^e stade larvaire est grand, tandis que pour les Nêpes du 3^e stade larvaire les grosses proies sont moins stimulantes. Pour les proies de type *Gerris* elles sont détectées à des distances variables, oscillant entre 5 et 2 cm pour les

Nèpes de 3^e stade larvaire, et entre 9 et 3 cm pour les Nèpes du 4^e stade larvaire.

Chez les Nèpes du 5^e stade larvaire, les petites proies sont détectées à 1,5 cm, les autres le sont à plus grande distance, dans un périmètre de 5 à 7 cm.

L'imago de Nèpe est insensible à la nage des jeunes larves de Corixidæ de 2 à 4 mm. Pour toutes les autres catégories de Corixidæ et pour les larves de Chironomes, la proie doit évoluer dans une zone très limitée, de 2 cm de diamètre minimum, pour être repérée. Les jeunes *Gerris* sont détectés par leurs déplacements dans un périmètre de 5 cm autour de la Nèpe; pour les autres, leurs évolutions doivent se situer dans une zone plus restreinte de 2 cm de diamètre.

CONCLUSION. — La distance limite pour qu'une proie soit détectable dépend de *l'âge de la Nèpe* et de *la taille de la proie*; cette distance limite est de l'ordre de 1 cm pour le premier stade larvaire de Nèpe, de 2 cm pour le second stade larvaire et l'imago; les larves de stades intermédiaires sont plus sensibles et peuvent détecter des proies à de plus grandes distances, surtout celles du cinquième.

La Nèpe est capable de déceler une proie située à une certaine distance. La portée de cette détection varie suivant le stade larvaire et la taille de la proie. Aux tous premiers stades larvaires, seules de petites proies sont repérées à une faible distance de l'Insecte. A partir du 3^e stade larvaire jusqu'au 5^e, la détection des proies est proportionnelle à leur taille : plus la proie est petite, plus elle doit se rapprocher de la Nèpe. Pour l'imago, les petites proies sont sans effet, quelle que soit la distance à laquelle elles se trouvent.

La détection des proies à distance montre qu'il existe autour de la Nèpe une sphère d'excitabilité dont la région la plus sensible est l'espace délimité par les pattes prothoraciques. Selon l'âge des Nèpes ou la taille des proies, celles-ci doivent plus ou moins se rapprocher de cette zone pour déclencher le réflexe de capture. L'étude du comportement de capture à l'aide de leurres nous a permis de préciser la répartition dans l'espace de cette zone d'excitabilité qui sera étudiée en détail dans un chapitre suivant.

6^e Extinction du réflexe de capture. — L'extinction du réflexe de capture se produit après des tentatives de captures infructueuses répétées, ou bien il y a inhibition en présence de proies trop agitées. Dans le premier cas, la Nèpe cesse d'être stimulée par une proie qu'elle ne peut capturer; progressivement, les phases *Dp* et *Op* cessent, seule *Pi* se manifeste encore; si la stimulation continue, la Nèpe fuit.

Dans le second cas, la capture d'une proie trop agitée a pour résultat de faire lâcher prise à la Nèpe et d'induire immédiatement un mouvement de fuite. Si la stimulation continue, la Nèpe arrête tout mouvement, se pose sur le fond, les pattes prothoraciques rétractées le long du prothorax, les pattes mésothoraciques et métathoraciques en flexion le long de l'abdomen.

C. — INFLUENCE DU STADE LARVAIRE DE LA NÈPE SUR SON COMPORTEMENT DE CAPTURE

Entre les larves des cinq stades de développement successifs et l'imago de Nèpe que nous avons observés, aucune différence qualitative n'est apparue dans le comportement de capture : les mouvements des pattes prothoraciques, caractéristiques de chacune des phases du comportement de capture, sont les mêmes chez les larves des différents stades et chez l'imago.

Les seules différences que nous ayons relevées portent, d'une part, sur l'enchaînement des phases du comportement de capture et, d'autre part, sur la détection à distance des proies.

En effet, nous n'avons jamais induit chez les larves du premier stade la phase *Dp*. Pour la jeune larve de Nèpe, le comportement de capture donne le schéma suivant : *Pi - Op - Cp - Er - Ps - Es - Sp - Rp*.

La détection des proies à distance existe toujours, mais elle est à plus ou moins longue portée selon les stades larvaires étudiés.

Outre la portée de la détection à distance, la rapidité de la prise et la fréquence des captures réussies n'indiquent aucune différence de réactivité entre les différents stades larvaires et l'imago.

Une influence possible du vieillissement, au cours d'un même stade larvaire, n'est pas apparue non plus. L'intensité et la rapidité des réactions de capture sont identiques pour toute la durée d'un stade larvaire donné. Nous avons consacré un chapitre spécial au comportement de capture des Nèpes au cours de l'ontogenèse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'ensemble des réactions observées nous amène à poser cette question : quel est le facteur essentiel qui rend une proie stimulante pour la Nèpe ? La réponse est double : deux facteurs paraissent essentiels, la *taille de la proie* et la *vitesse de déplacement* de cette proie.

Quelle est la nature de la stimulation déclenchée par la proie ? Nos observations ont mis en évidence les qualités nécessaires à une proie pour induire la prise d'intérêt, premier chaînon du comportement de capture. Il apparaît que la posture de prise d'intérêt, identique pour l'imago et les stades larvaires de la Nèpe, est une même réponse à deux positions de la proie, provoquant deux catégories de stimuli. Les uns par *contact*, les plus efficaces, lorsque la proie rencontre le prédateur ; les autres *d'ordre visuel* lorsque la proie se déplace au voisinage de la Nèpe déclenchant la détection à distance (seule la portée de la détection varie avec l'âge des individus étudiés). Des expériences systématiques, à l'aide de leurres, ont précisé l'importance de ces deux catégories de stimuli et sont exposées dans les chapitres suivants.

CHAPITRE III

ANALYSE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE A L'AIDE DE LEURRES

Cette analyse a pour but de déterminer la nature des stimuli qui induisent les réflexes de la capture.

Toutes les expériences faites avec un leurre ont été conduites de la façon suivante : le leurre, tenu entre les doigts, est présenté à la Nèpe soit à une distance déterminée, soit au contact d'un article quelconque des trois paires de pattes. Les mouvements des pattes prothoraciques, consécutifs à ces excitations, ont été notés, ainsi que les différentes phases du comportement de capture déclenchées par la stimulation.

Nous avons d'abord étudié l'influence de la *nature des leurres* proposés à l'Insecte. Au cours de cette étude, nous avons noté le pourcentage de captures obtenues avec les différents leurres, le pourcentage de captures suivies d'exploration rostrale et l'influence des leurres sur la durée de l'exploration rostrale, dans la mesure où, à cette phase du comportement, l'intervention du leurre était déterminante.

C'est également au cours de ces expériences que nous avons essayé de déterminer dans quelles conditions se produisaient l'extinction du comportement de capture.

Les résultats obtenus à l'aide de ces tests ne pouvaient pas s'expliquer uniquement par la nature du leurre, c'est pourquoi nous avons ensuite recherché la nature des stimuli qui déclenchaient les réflexes de la capture. Les stimulations visuelles ont été d'abord étudiées, puis les stimulations mécaniques.

INFLUENCE DE LA NATURE DU LEURRE SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Au cours de ces expériences, nous avons utilisé des leurres de différente nature : tige de verre, brin de paille, tige de matière plastique, tige d'aluminium, tige d'acier.

Tous ces leurres étaient des tiges cylindriques de 20 cm de long et de 3 mm de diamètre.

Les Nèpes soumises aux tests sont placées dans des cristallisoirs dont le fond est recouvert de sable de Fontainebleau et qui contiennent suffisamment d'eau pour que le niveau du liquide s'élève à 1 cm au-dessus

du fond. Le leurre, une tige métallique par exemple, est introduit dans le cristallisoir très lentement, avec le plus de précautions possible. Le point de pénétration du leurre est situé entre les pattes prothoraciques, sans aucun contact avec elles; nous nous plaçons dans le cas du repérage des proies à distance, mais en utilisant la position spatiale la plus favorable.

Dans ces conditions expérimentales nous avons noté : le nombre de captures réussies, le déclenchement de l'exploration rostrale, la durée de l'exploration rostrale.

Dès que le leurre est rejeté, nous le retirons du cristallisoir, puis nous le présentons de nouveau, immédiatement, à l'Insecte.

Avec les leurres, les réactions normales typiques de la Nèpe sont les mêmes que lors de l'excitation avec une proie vivante : dès que la présence du leurre déclenche la prise d'intérêt, les pattes prothoraciques se redressent et se saisissent de la tige; le rostre se soulève et entre en contact avec le leurre, l'exploration rostrale commence et dure plus ou moins longtemps; puis le leurre est lâché à la suite d'un écartement du tibia et du fémur, et est repoussé par le tibia, suivant les mouvements décrits avec une proie vivante (phase *Rp*).

a) Capture du leurre. — Dans ces conditions expérimentales, l'efficacité des divers leurres est variable. Les tiges d'acier et d'aluminium donnent les meilleurs résultats. La matière plastique et le verre sont beaucoup moins efficaces et les brins de paille le sont très peu (tableau 4).

b) Capture du leurre suivie d'exploration rostrale. — Une fois le leurre capturé, l'exploration rostrale ne suit pas obligatoirement. Les tiges qui ont le mieux provoqué la capture ne sont pas toujours celles qui stimulent le mieux les mouvements du rostre. Les tiges de verre et d'acier se sont avérées des stimulants très efficaces, en ce qui concerne l'exploration rostrale, alors que la tige de verre est peu stimulante pour la capture, la matière plastique est sensiblement de même valeur, tandis que les brins de paille et l'aluminium sont peu actifs.

Le tableau 4 rend compte de ces degrés d'efficacité des leurres. Les

TABLEAU 4. — COMPARAISON ENTRE LES POURCENTAGES DE CAPTURES RÉUSSIES ET LES POURCENTAGES DE CAPTURES RÉUSSIES SUIVIES D'EXPLORATION ROSTRALE, ENTRE LES DIFFÉRENTS LEURRES. *Cp* : capture; *Er* : exploration rostrale.

	% <i>Cp</i>	% <i>Er</i>
Tige d'acier	71	71
Tige d'aluminium	61	35
Matière plastique	32	68
Tige de verre	24	72
Brin de paille	15	38,9

pourcentages ont été calculés sur une somme de 800 tests, pour chaque catégorie de leurre (les tests étant réalisés sur un lot de 25 Nèpes).

Dans le tableau 4, nous avons indiqué le pourcentage de captures et le pourcentage de captures suivies d'exploration rostrale par rapport au nombre de captures réussies.

c) Durée de la palpation au cours de l'exploration rostrale.

L'exploration rostrale est réalisée par des mouvements de palpations des deux derniers articles du rostre, exercés sur le leurre.

La durée de la palpation donne des indications intéressantes sur l'efficacité des leurres et sur la nature des stimuli qui induisent les mouvements du rostre. Il semble bien que les stimuli qui déclenchent la capture du leurre, puis l'exploration rostrale, soient différents de ceux qui entretiennent les mouvements de palpations du rostre. En effet, les temps de palpations sont très variables, pouvant aller de quelques secondes à 40 minutes et au-delà.

Dans 79 % des cas étudiés, la tige d'acier ne provoque que de courtes palpations, d'une durée inférieure à 30 secondes. Le rostre se soulève, entre en contact avec le leurre par son extrémité distale, exécute un mouvement de rotation, puis s'arrête, reprend sa position initiale et la tige est abandonnée par la Nèpe.

Avec les autres catégories de leurres, en général, la palpation dure entre une et deux minutes. Le rostre étant en contact avec le leurre prolonge son examen par divers mouvements, explorant toute la surface de contact avant de rejeter la tige.

Pour la tige d'aluminium, la durée des palpations est de l'ordre de 5 minutes dans 30 % des tests, c'est le plus fort pourcentage de longues palpations observé. Les explorations rostrales supérieures à 2 minutes se produisent lorsque, l'exploration de la surface de contact terminée, le leurre est retourné et qu'une autre zone est palpée.

Dans quelques cas, nous avons enregistré des palpations d'une durée de 10 minutes, et, dans quelques autres très rares, elles se sont prolongées au-delà de 20 minutes, pouvant même atteindre 40 minutes. Dans tous ces cas, le leurre n'a pas été abandonné après une ou deux palpations, mais retourné dans tous les sens, ce qui a donné lieu à de nouvelles explorations.

Le tableau 5 rend compte de la répartition des durées de palpations. Dans ces figures, nous n'avons pas indiqué les durées de palpations supérieures à 10 minutes, bien qu'elles soient intervenues dans le calcul des pourcentages. Les longues palpations ont été exceptionnelles et se sont produites avec toutes les catégories de leurres, sauf la tige d'acier.

Si on examine attentivement les figures, on en conclut que la nature du leurre intervient dans la durée de la palpation. La tige d'acier, capable d'induire l'exploration rostrale, a un effet inhibiteur rapide sur la palpation, puisque cette tige est aussitôt abandonnée dès que le rostre entre à son contact.

Pour les autres leurres, leur influence semble comparable dans les conditions où nous avons expérimenté. Les tiges d'aluminium et de matière plastique étant, peut-être, plus aptes à prolonger les palpations que les tiges de verre et de paille.

d) Apparition et extinction du comportement de capture. — Avant d'examiner les modalités d'apparition ou d'extinction du comportement de capture, nous rappelons que les stimulations ont été consécutives au cours de ces expériences. C'est-à-dire que le leurre présenté à l'Insecte donnait lieu soit à une non-réponse, soit à une capture, suivies ou non des diverses phases du comportement de capture, jusqu'au rejet du leurre. Quelle que soit la réponse, le leurre, une fois retiré du cristalliseur, était présenté de nouveau à l'Insecte. Aucun temps de latence n'a été observé au cours de ces stimulations, le but de ces tests étant de déterminer l'extinction des réflexes de capture et d'éventuels effets de sommation.

L'examen des réponses obtenues avec toutes les catégories de leurres a montré que :

- dans 40 % des cas examinés, le réflexe de capture se produit à la première excitation;

- dans 30 % des cas examinés, la réponse apparaît après un nombre de stimulations variant entre 2 et 8;

- plus rarement, des captures peuvent encore apparaître après 10 excitations;

- exceptionnellement, nous avons enregistré des captures après 20 stimulations et même plus;

- dans 19 %, enfin, des cas examinés, il n'y a jamais eu de réponse aux stimuli.

L'extinction du comportement de capture se produit après plusieurs excitations consécutives donnant *Cp*. Nous avons observé des séries de l'ordre de 7 à 12 captures successives.

Généralement, la première capture d'une série donne lieu à une palpation, la suivante à une très courte exploration, la troisième est sans influence sur le rostre. Les excitations suivantes n'induisent pas la capture, mais sont susceptibles, parfois, de déclencher la posture *Pi*.

Cette diminution de l'intensité des réponses traduit-elle une fatigue musculaire de l'Insecte ? Il ne semble pas puisque dans toutes les séries de tests, même après l'extinction de la capture, on peut observer un retour de ce réflexe, qui réapparaît avec son intensité primitive, pour s'éteindre à nouveau si l'on poursuit les excitations. Le nombre des retours successifs du comportement de capture est variable. Dans quelques cas seulement, la capture ne s'est pas reproduite : en général, le comportement de capture réapparaît de nombreuses fois, la limite inférieure de réapparition était de deux, la limite supérieure de vingt-cinq, dans les séries que nous avons étudiées. Le nombre d'excitations nécessaires pour voir réapparaître la capture s'échelonne entre 2 et 40. Dans la grande majorité de nos tests, le retour du comportement de capture se produit après 2 ou 4 stimulations, plus rarement après un

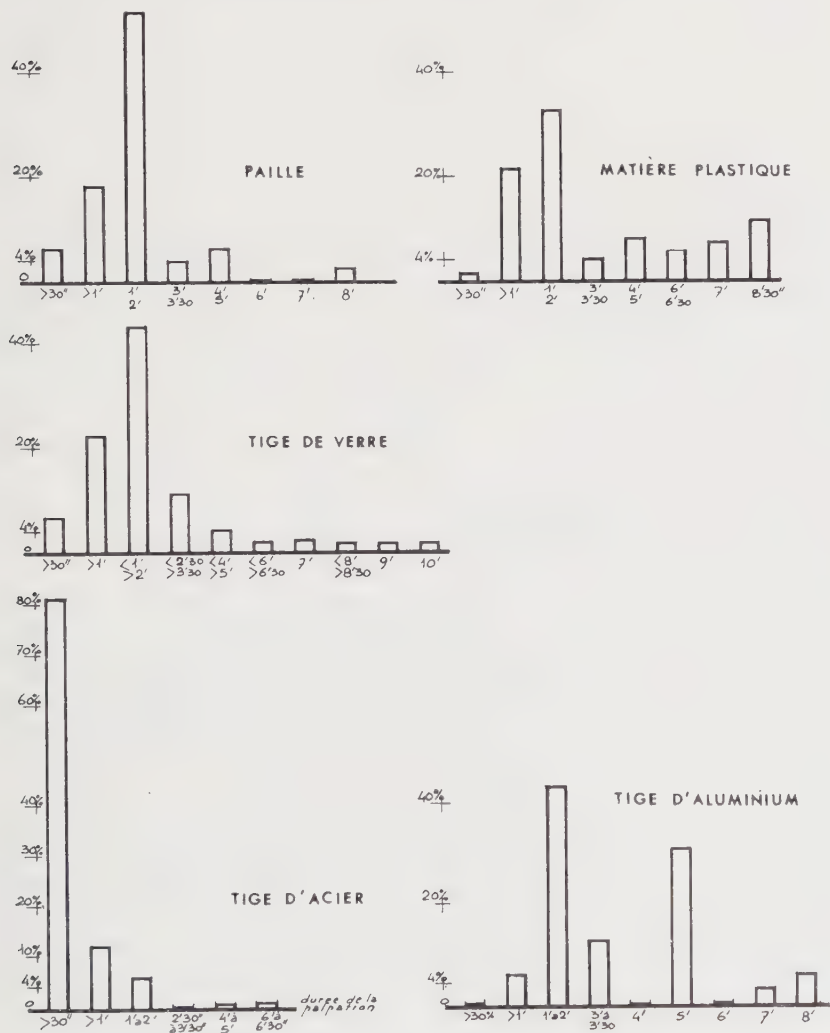
nombre supérieur. La réapparition du comportement de capture fait penser que son extinction est due à un phénomène de frustration, plutôt qu'à une fatigue musculaire.

Le leurre ne peut déclencher que la capture et l'exploration rostrale,

TABLEAU 5. — VARIATION DE LA DURÉE DE PALPATION EN FONCTION DE LA NATURE DU LEURRE

Abcisse : durée de palpation (exprimée en minute).

Ordonnée : pourcentage de réponses obtenues, pour chaque durée de palpation.



les chaînons suivants du comportement de capture ne pouvant se réaliser, et rapidement l'Insecte cesse *Er*. Dans certains cas, une nouvelle activité apparaît : l'animal recule, change d'orientation, s'écarte du leurre, parfois il se recouvre de sable. L'activité de fuite rappelle ce

que nous avons décrit au chapitre précédent, quand des jeunes larves de Nèpe se trouvent en présence d'une proie de type larve de Chironome. Les mouvements des pattes métathoraciques ramenant le substratum sur la région dorsale de l'Insecte peuvent être interprétés comme une activité de diversion.

La fuite de la Nèpe, ne se produit pas forcément après une série d'excitations ayant donné des réponses positives; elle apparaît souvent après plusieurs stimulations restées sans réponses, ou entre deux séries de captures. L'activité de diversion (recouvrement) se manifeste dans les mêmes conditions que l'activité de fuite.

CONCLUSIONS

Les différents leurres présentés à la Nèpe n'ont pas suscité un égal intérêt.

Ceux qui ont le mieux stimulé la capture, comme les tiges métalliques, en acier ou en aluminium, se sont avérés de moins bons excitants pour le déclenchement des mouvements du rostre; notamment le leurre en acier, aussitôt rejeté dès que le rostre entre à son contact.

La durée de l'exploration rostrale apparaît comme très variable, selon que le leurre déclenche et entretient la palpation d'une ou plusieurs zones de sa surface en contact avec le rostre.

Tous ces tests au moyen de leurres ont montré que la capture est la conséquence d'une chaîne de réflexes. Après le repérage du leurre (*Pi*), les pattes prothoraciques s'en saisissent (*Cp*), puis le rostre se soulève et l'exploration rostrale (*Er*) commence, ce qui prouve la composition caténaire du comportement de capture.

La réaction s'arrête à *Er* lorsque le stimulus est un leurre. On peut reproduire cette chaîne de réflexes plusieurs fois de suite, jusqu'au moment où la frustration inhibe la réaction. Progressivement, la réaction s'arrête à un chaînon plus antérieur: elle va d'abord de *Cp* à plusieurs palpations, puis à une seule palpation, puis au redressement du rostre, puis au rejet du leurre aussitôt après la capture, et, enfin, *Cp* lui-même n'est plus stimulé.

Ce phénomène de frustration explique les activités de diversions que nous avons observées: fuite ou recouvrement de l'Insecte avec le substratum, activités qui apparaissent soit après une série de captures, soit après une suite de stimulations n'ayant donné aucune réponse de prédation.

CHAPITRE IV

LOCALISATION EXPÉRIMENTALE DES DIVERSES RÉGIONS SENSORIELLES, INTERVENANT DANS LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

L'étude de la capture des proies à l'aide de leurres a mis en évidence deux catégories de stimuli susceptibles de déclencher *Pi* chez la Nèpe : les visuels conduisant au repérage des proies à distance, et les mécaniques permettant la détection des proies par contact.

On pouvait se demander si les vibrations, auxquelles sont sensibles de nombreux Insectes aquatiques, n'intervenaient pas dans la capture des proies. Les expériences relatives à cette hypothèse seront décrites dans ce chapitre.

A. — RÔLE DES STIMULI VISUELS DANS LA CAPTURE DES PROIES

La part de la vision dans la capture des proies a été étudiée au moyen des expériences suivantes :

- 1° Réaction de la Nèpe devant un leurre présenté à distance déterminée, dans un périmètre de 5 cm autour d'elle.
- 2° Rôle de la perception de la proie dans la capture.
- 3° Influence de l'intensité lumineuse sur la capture.

1° Réaction de la Nèpe devant un leurre présenté à distance déterminée.

Nous insisterons plus particulièrement sur cette catégorie d'expériences, car, non seulement elles précisent le rôle de l'œil dans la capture des proies, mais encore elles permettent la détermination de la sphère d'excitabilité.

Le dispositif expérimental est le même que pour les tests précédemment décrits : la Nèpe est isolée dans un cristallisoir de 9 cm de diamètre, du sable de Fontainebleau couvre le fond du récipient, et un volume d'eau d'une hauteur de 1 cm recouvre l'Insecte. Les excita-

tions ont été réalisées avec une pointe sèche, proménée autour de la Nèpe. L'aiguille montée, tenue entre les doigts, est introduite d'un coup sec dans l'eau, où elle ne pénètre que de quelques millimètres, puis elle est maintenue immobile pendant une à deux secondes, et retirée lentement.

Les points de pénétration ont été alignés autour de la tête de la Nèpe, à partir d'une distance de 5 cm comptée depuis un point X situé entre les yeux de l'Insecte. La figure 7 indique la direction des rayons choisis.

Pour toutes les directions, les points de pénétration du leurre ont été les suivantes :

cm : 5 - 4 - 3 - 2 - 1 - 0,5 - 0;

0 cm correspondant au point X déjà défini.

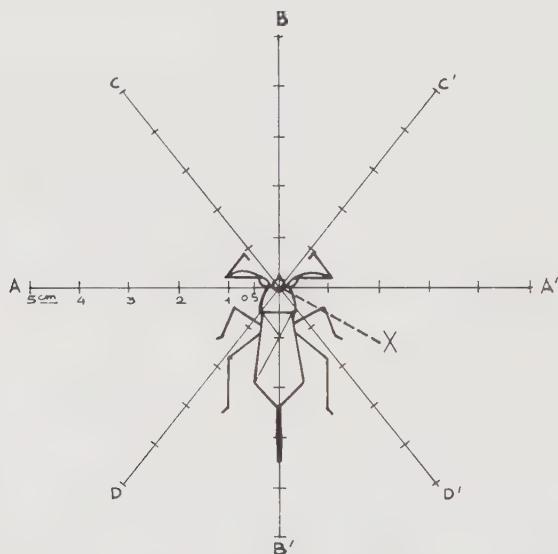


FIG. 7. — Répartition des points de pénétration du leurre autour de la Nèpe.

Les présentations du leurre avaient lieu de quart d'heure en quart d'heure. Les moyennes ont été calculées sur 25 Nèpes ♂ et ♀.

A chaque stimulation les réactions de la Nèpe ont été notées et divisées de la façon suivante : 0 : pas de réponse; *Dp* : orientation, ou déplacement vers le leurre; *Pi* : redressement des pattes prothoraciques; *Cp* : capture.

Par « réponse » nous entendons : tout mouvement provoqué chez l'Insecte par une stimulation.

Les tableaux 6, 7, 8 et 9, rendent compte des résultats obtenus. Dans le tableau 6, nous avons indiqué le pourcentage de réponses totales obtenues en chacun des points de stimulation. Dans les tableaux suivants, nous avons détaillé le pourcentage de réponses de type *Dp* (tableau 7), de type *Pi* (tableau 8), et de type *Cp* (tableau 9).

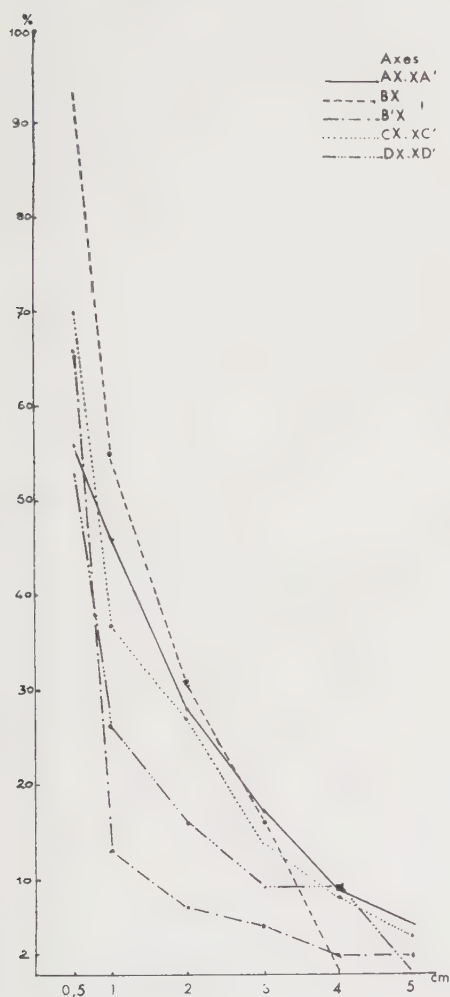


TABLEAU 6

POURCENTAGE DE RÉPONSES TOTALES OBTENUES AVEC UN LEURRE PRÉSENTÉ SUR DES AXES CENTRÉS AU POINT X.

Les réponses obtenues sur des axes symétriques ont été groupées sur le tableau pour les axes : AX et A'X, CX et C'X, DX et D'X.

Ordonnées : pourcentage de réponses obtenues.

Abscisses : distance de présentation du leurre à partir du point X.

Discussion des résultats. — Il apparaît que, quelle que soit la direction choisie, aux distances de 5, 4 et 3 cm, dans la grande majorité des tests, il n'y a pas ou très peu de réponses. Tout au plus obtient-on quelques mouvements d'orientation, qui se traduisent par un déplacement des pattes prothoraciques en direction du leurre, avec mouvements d'approche parfois, mais rarement. A 3 cm de la Nèpe, on enregistre de 10 à 15 % de réponses, pouvant être *Op*, *Dp* ou *Pi*.

A 2 cm, le pourcentage de réponses augmente : *Pi* devient plus fréquent, alternant toujours avec *Op* et *Dp*. Autrement dit, à 2 cm de l'Insecte, le leurre déclenche, dans 30 % des cas, la prise d'intérêt, qui peut être ou non suivie de *Op* et *Dp*. La capture n'est à peu près jamais réalisée.

A 1 cm, on enregistre de 40 à 50 % de réponses, se traduisant surtout

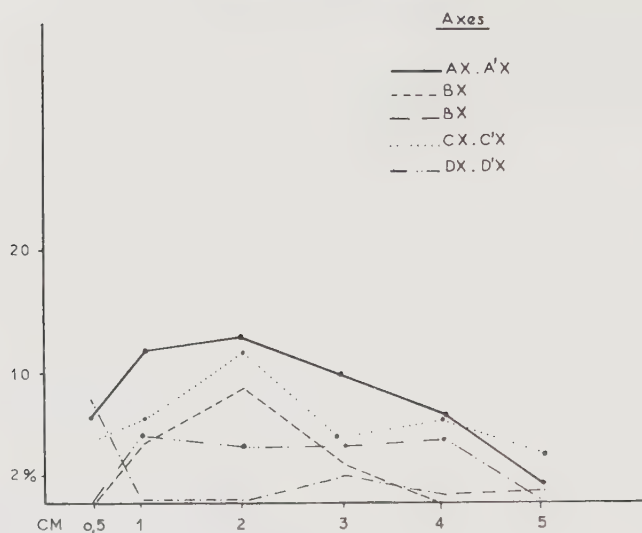


TABLEAU 7. — POURCENTAGE DE RÉPONSES DU « TYPE Dp », OBTENUES AVEC UN LEURRE PRÉSENTÉ SUR DES AXES CENTRÉS AU POINT X

Les réponses obtenues sur des axes symétriques ont été groupées sur le tableau pour les axes : AX et A'X, CX et C'X, DX et D'X.

Ordonnées : pourcentage de réponses obtenues.

Abscisses : distance de présentation du leurre à partir du point X.

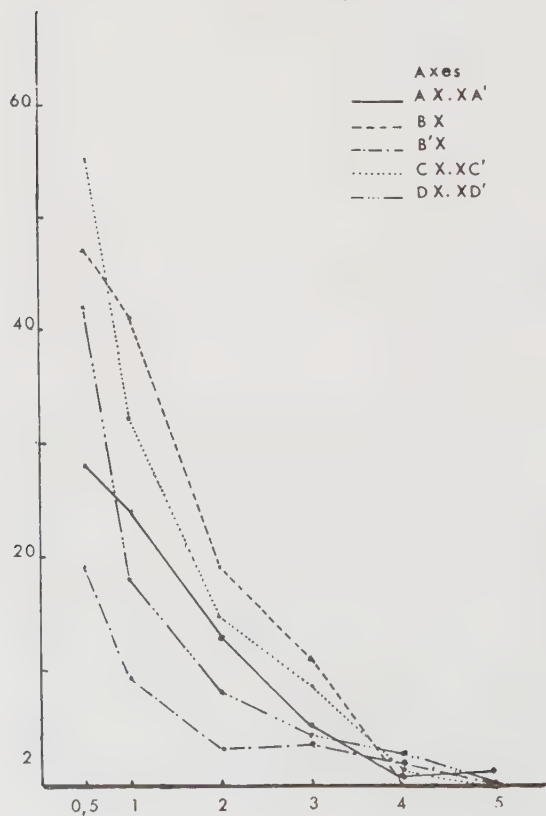


TABLEAU 8

POURCENTAGE DE RÉPONSES DU « TYPE Pi », OBTENUES AVEC UN LEURRE PRÉSENTÉ SUR DES AXES CENTRÉS AU POINT X.

Les réponses obtenues sur des axes symétriques ont été groupées sur le tableau pour les axes : AX et A'X, CX et C'X, DX et D'X.

Ordonnées : pourcentage de réponses obtenues.

Abscisses : distance de présentation du leurre à partir du point X.

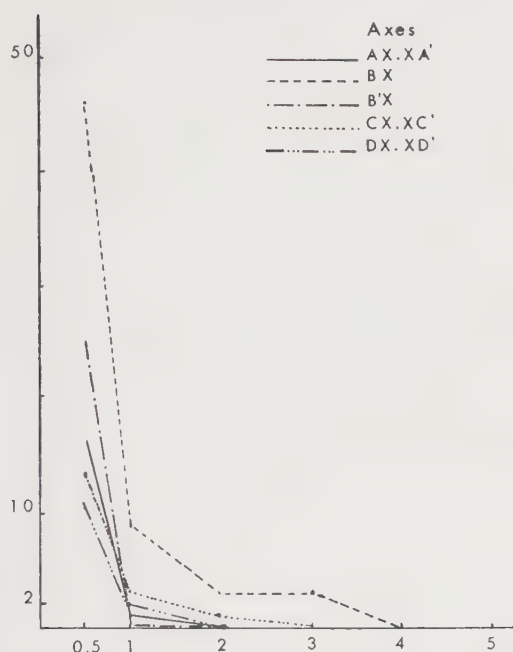


TABLEAU 9

POURCENTAGE DE RÉPONSES DU
« TYPE *Cp* », OBTENUES AVEC UN
LEURRE PRÉSENTÉ SUR DES AXES
CENTRÉS AU POINT X.

Les réponses obtenues sur des
axes symétriques ont été grou-
pées sur le tableau pour les axes:
AX et A'X, CX et C'X, DX et D'X.

Ordonnées : pourcentage de ré-
ponses obtenues.

Abscisses : distance de présen-
tation du leurre à partir du
point X.

par le redressement des pattes prothoraciques. *Op* et *Dp* deviennent plus rares et des tentatives de *Cp* se produisent.

A 0,5 cm, le nombre des réponses se multiplie; dans 40 à 60 % des cas il y a *Pi*, et *Cp* est tenté dans 20 % des tests. *Op* et *Dp* peuvent encore se produire sur les axes AXA', CX et C'X, mais la position spatiale du leurre intervient, réduisant la possibilité d'apparition de ces mouvements.

Les tests réalisés au point X, c'est-à-dire à 0 cm dans notre expérience, montrent qu'à ce niveau trois réponses seulement sont possibles :

- *O* : absence de réaction;
- *Pi* : prise d'intérêt;
- *Cp* : capture.

En outre, les résultats obtenus, suivant les différents rayons choisis, montrent que la *position spatiale* du leurre n'est pas indifférente, sauf pour les points de stimulation situés à 5 cm ou 4 cm de la Nèpe. A ces distances, le pourcentage de réponses est très faible, quel que soit le rayon choisi. Il n'en est plus de même pour les autres points d'excitation.

Pour des stimulations situées à 3, 2 ou 1 cm, il apparaît nettement que le leurre est moins efficace en XD, XB' et XD'. Sur ces droites, le pourcentage de non-réponses augmente beaucoup par rapport aux autres directions.

A 0,5 cm, la posture *Ar* des pattes prothoraciques, que nous avons déjà décrite, se produit pour 14 % des tests sur la droite XB'. Nous retrouvons également ce mouvement sur les axes XD et XD' et jamais il ne se produit ailleurs.

Conclusions. — L'ensemble de ces tests montre qu'il existe autour de la Nèpe des zones d'excitation dissymétriques :

— Une première zone, délimitée par le point X et des distances de 0,5 cm sur les axes XC , XB , XC' . Cette zone, la plus sensible, donne un pourcentage de 80 à 90 % de réponses aux stimuli; anatomiquement, elle correspond à l'espace délimité par les coxae et la région antérieure de la tête.

— Suit une zone irrégulière, centrée en X , avec un rayon de 1 cm dans la région antérieure et de 0,5 cm sur l'axe XB' . Cette zone correspond assez exactement à l'espace balayé par les fémurs prothoraciques. Le pourcentage de réponses obtenues dans ce périmètre est de l'ordre de 50 à 60 %.

— La dissymétrie s'accroît pour la zone suivante, caractérisée par un pourcentage de réponses allant de 30 à 40 %. La partie antérieure est un arc de cercle de 2 cm de diamètre et la partie postérieure passe par des points situés à 1 cm sur les axes XD et XD' . Aucun point n'a été défini sur l'axe XB' pour cette zone. Sur cet axe, on passe de 50 à 60 % de réponses à 0,5 cm de X , à 12 % de réponses à 1 cm de X .

— La zone correspondant à 10 et 20 % de réponses est encore régulière dans sa partie antérieure, sa limite passe par des points situés à 3 cm de X , sur les axes XA , XC , XB , XC' , XA' . Dans la partie postérieure, sa délimitation est plus compliquée : elle se trouve à 2 cm sur XD et XD' , et à 1 cm sur XB' .

On voit ici, apparaître l'influence de la vision et de l'espace balayé par l'œil. Cet espace correspond aux angles CXD et $C'XD'$.

— On obtient 5 % et 10 % de réponses dans une zone dont la dissymétrie est encore plus prononcée que pour la zone précédente : c'est seulement pour l'espace compris entre les angles CXD et $C'XD'$ que l'on rencontre ce faible pourcentage de réponses. Dans la partie antérieure, il n'y a plus de réponses du tout et, pour la région postérieure, les réponses aux stimulations cessent à 2 cm sur l'axe XB' .

— Au-delà de cette zone, il y a encore quelques possibilités de réponses : moins de 5 % pour les arcs de cercle latéraux et plus aucune dans les régions antérieure et postérieure.

Il existe donc, autour de la Nèpe, une zone d'excitabilité dissymétrique sous la dépendance de la vision. Les champs les plus étendus sont situés de droite et de gauche de l'axe du corps, correspondant aux espaces balayés par les yeux. Ces champs ont leur limite à 5 cm de l'œil; à cette distance, le pourcentage de réponses obtenues est très faible : de 2 à 3 %. La zone d'excitabilité antérieure décroît rapidement: au-delà de 3 cm du point X , on passe de 10 à 20 % de réponses à l'absence totale de réaction. La zone d'excitabilité postérieure est encore plus limitée : à 1 cm du point X sur l'axe XB' , on n'enregistre plus que 10 à 20 % de réponses, au-delà il y a encore des réactions possibles, mais beaucoup plus rares, et à 3 cm du point X il n'y a plus de réponse.

La figure 8 résume les résultats obtenus :

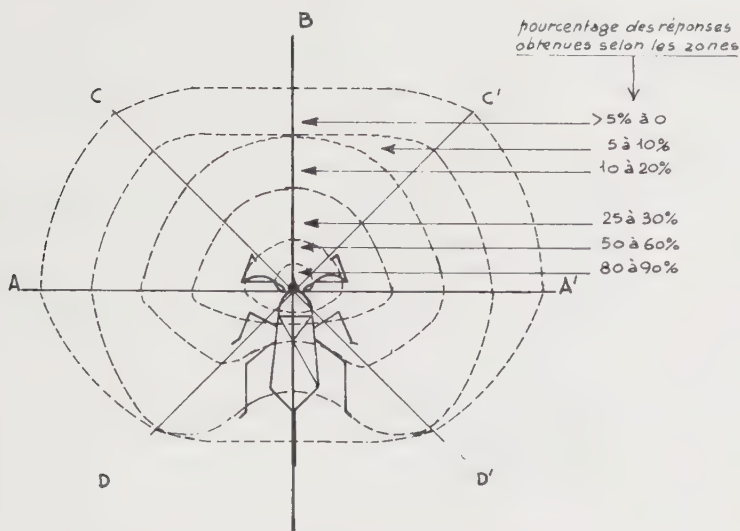


FIG. 8. — Zones d'excitabilité visuelle chez *Nepa rubra*.

2° Perception de la proie.

Les expériences précédentes ont précisé l'étendue de la zone d'excitabilité, mise en évidence par les tests de capture d'un leurre par la Nèpe. Des stimulations visuelles peuvent donc être enregistrées par l'Insecte, dans un espace restreint, il reste à déterminer dans quelle mesure la perception de la proie est possible. Pour cela, nous avons soumis les Nèpes à des expériences de sensibilité différentielle :

a) Réactions au déplacement d'un leurre hors de l'eau.

b) Réactions à un leurre présenté : en surface, dans l'eau, sur le fond du cristallisoir.

a) Réactions de la Nèpe au déplacement d'un leurre hors de l'eau.

— Ces tests ont été effectués sur 6 Nèpes soumises à 50 expériences répétées successivement à un quart d'heure d'intervalle entre elles. Chaque Insecte était isolé dans un cristallisoir, avec fond de sable de Fontainebleau et rempli d'un volume suffisant pour s'élever à un centimètre au-dessus du fond. Une lampe de 75 watts, Velux à ampoule de verre dépoli, était fixée à 30 cm au-dessus du récipient. Une aiguille montée, tenue à la main, à l'extérieur du cristallisoir, était promenée au-dessus de l'Insecte, de façon à ce que l'ombre portée tombe entre les yeux et s'allonge vers la région antérieure de la Nèpe. Le leurre était déplacé lentement, afin de balayer la zone sensible comprise entre les pattes prothoraciques; le balayage étant répété 5 fois de suite.

Les 300 tests exécutés dans ces conditions n'ont jamais déclenché la moindre stimulation.

Conservant le même dispositif expérimental, nous avons fait deux autres séries de tests où l'ombre portée était déplacée, d'une part, latéralement à droite de la Nèpe et, d'autre part, latéralement à gauche, de façon à balayer les zones latérales de sensibilité, décrites précédemment.

Dans ces conditions, aucune des postures caractéristiques du comportement de capture n'a été déclenchée, mais nous avons cependant enregistré quelques mouvements du siphon et des pattes, qui n'étaient jamais apparus dans la première série de tests.

Les mouvements observés ont été d'importance variable, allant d'un balancement latéral du siphon de droite à gauche jusqu'à un déplacement de la Nèpe. Les mouvements intermédiaires passant par :

- grattement du sable par les tarsi mésothoraciques;
- balancement latéral du corps par le jeu des fémurs et des tibia mésothoraciques, qui modifie l'angle de la posture *Pr*;
- mouvements d'extension et de repli contre le tibia, du tarse prothoracique (posture : *S*).

Ces différents mouvements apparaissent au hasard. Aucune progression n'est apparue dans leur déclenchement, sauf, peut-être, pour les déplacements qui se produisent parfois après une agitation prolongée des pattes mésothoraciques. D'ailleurs, les déplacements ont été très rares, leur pourcentage d'apparition étant inférieur à 5 % (calculé sur 600 tests).

La durée des divers mouvements est très courte. Chaque test durant environ 5 secondes, l'activité déclenchée dure un temps encore plus faible : 2 à 3 secondes.

b) Réactions de la Nèpe à la perception d'un leurre présenté en surface, dans l'eau et sur le fond du cristalliseur. — Au cours de ces expériences, chaque Nèpe toujours isolée dans un cristalliseur n'est plus éclairée artificiellement, mais soumise à la lumière du jour, devant une fenêtre. Le leurre est une aiguille montée. Les moyennes ont été obtenues sur 6 Nèpes soumises à 600 tests, chaque stimulation étant pratiquée à un quart d'heure d'intervalle de la précédente. Trois catégories d'expériences ont été réalisées :

- le leurre affleurant à la surface de l'eau, au niveau de la zone d'excitabilité de 1 cm, c'est-à-dire à la limite des pattes prothoraciques;
- le leurre pénétrant de 0,5 cm dans l'eau, toujours dans la même zone;
- le leurre touchant le fond du cristalliseur dans la même région.

L'aiguille montée était tenue entre les doigts et présentée très lentement.

Le diagramme suivant indique le pourcentage de réponses obtenues : nous y avons ajouté la représentation des résultats enregistrés avec l'ombre portée.

Nous pouvons conclure de ces tests, qu'une perception du leurre

TABLEAU 10

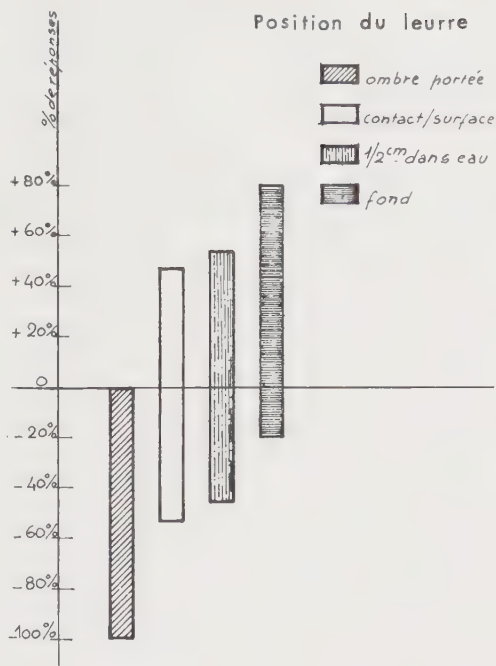
RÉPONSES PERCEPTIVES MANIFESTÉES
DANS LE COMPORTEMENT DE CAP-
TURE A LA PRÉSENTATION D'UN
LEURRE :

- en ombre portée;
- en contact avec la surface;
- à 0,5 cm en profondeur dans l'eau;
- en contact avec le fond du cristalloir.

En ordonnée :

+ : % de réponses obtenues, caractéristiques du comportement de capture.

— : % de non-réponses.



existe bien, à condition que celui-ci soit en contact avec l'eau. La perception est d'autant meilleure que le leurre pénètre davantage dans le liquide.

Si nous analysons la nature des réponses obtenues avec ces excitations, nous constatons que le leurre à la surface de l'eau n'a déclenché que la phase *Pi*, sans aucune tentative de *Cp*. La position du leurre, dans toutes ces expériences, excluant la possibilité des phases *Op* et *Dp*, mais non des tentatives de *Cp*. Or, seul le redressement des pattes prothoraciques a été déclenché. Dans la série des non-réponses, nous relevons encore des agitations des tarsi mésothoraciques et des tarsi prothoraciques (*S*) et, une seule fois sur 600 tests, une fuite devant le leurre.

Le leurre pénétrant à 0,5 cm dans l'eau a déclenché les phases *Pi* et *Cp* (cette dernière dans une proportion de 4 % par rapport à l'ensemble des tests). Quelques agitations des tarsi mésothoraciques et prothoraciques, mais plus rarement que pour les expériences précédentes.

Enfin, le leurre touchant le fond du cristalloir est hautement stimulant, mais ne déclenche que la phase *Pi* du comportement de capture.

Conclusions. — Les expériences de sensibilité différentielle montrent qu'il existe chez la Nèpe une prise de connaissance sensorielle des objets extérieurs, donnant naissance à des sensations plus ou moins nombreuses et complexes.

Nous avons trouvé une valeur du stimulus pour laquelle il n'y a jamais perception de changement : lorsque l'ombre portée du leurre se déplace dans la zone BXB' (précédemment décrite).

La réponse la plus simple provoquée par l'ombre portée du leurre se manifeste par une agitation des pattes ou du siphon; la plus importante est un mouvement de locomotion. Ces changements d'attitude sont provoqués par le déplacement de l'ombre portée dans les zones BXA et $B'XA'$.

Toutes ces réactions provoquées par l'ombre portée du leurre ne sont pas caractéristiques du comportement de prédation. Pour que la réponse perceptive soit un des chaînons de la capture, il faut que la stimulation provienne d'un objet en contact avec le milieu liquide.

Le leurre simplement en contact avec la surface liquide stimule Pi , mais jamais Cp , comme nous l'avons déjà observé avec la capture des proies vivantes de type *Gerris*, où la capture de la proie est due au hasard d'une rencontre fortuite, alors que la prise d'intérêt est cependant éveillée.

Le leurre placé à une faible profondeur de la surface de l'eau engendre une plus forte sensation car, outre la prise d'intérêt, il induit Cp , mais dans un très faible pourcentage.

Enfin, le leurre touchant le fond du cristalliseur a une valeur stimulante importante, pour laquelle la perception est constante.

3° Influence de la lumière sur la perception de la proie.

Nous avons constitué quatre lots de 25 Nèpes chacun, de la façon suivante :

Lots 1 et 3 : chaque Nèpe est isolée dans un cristalliseur à fond tapissé de sable de Fontainebleau.

Lots 2 et 4 : chaque Nèpe est isolée dans un cristalliseur contenant de la terre non tamisée, et dont les parois sont peintes avec du vernis noir.

Les lots 1 et 2 sont conservés à la lumière du jour et soumis, pendant les tests, à une forte illumination obtenue avec une lampe Velux de 75 watts (ampoule de verre ordinaire), placée à 20 cm au-dessus du cristalliseur.

Les lots 3 et 4 sont placés à l'obscurité dans un cabinet noir et soumis, pendant les tests, à une semi-obscurité réalisée avec une lampe Velux de 50 watts (ampoule de verre dépoli), dont l'éclat était amorti par un écran de carton.

La stimulation était produite par une aiguille montée, tenue entre les doigts et pénétrant lentement dans l'eau du cristalliseur jusqu'à 0,5 cm de la surface.

Les points de pénétration ont donné lieu à deux séries d'expériences. Dans l'une, l'aiguille montée pénétrait à 1 cm des yeux vers la région antérieure. Dans l'autre, à 2 cm suivant le même axe.

Les pourcentages de réponses obtenues avec les 4 lots, et suivant

le point de stimulation, sont groupés dans les tableaux 11 a et 11 b.

Ces pourcentages ont été obtenus à partir de 1 200 tests, pour chaque lot et chaque série d'expériences.

Il apparaît nettement que les individus du troisième lot (fond clair,

TABLEAU X 11 a et 11 b. — COMPARAISON ENTRE LES POURCENTAGES DE RÉPONSES OBTENUES AVEC LES 4 LOTS DE NÈPES, SOUMIS A DES STIMULATIONS, EXERCÉES A :

1 cm de l'insecte : tableau 11 a.

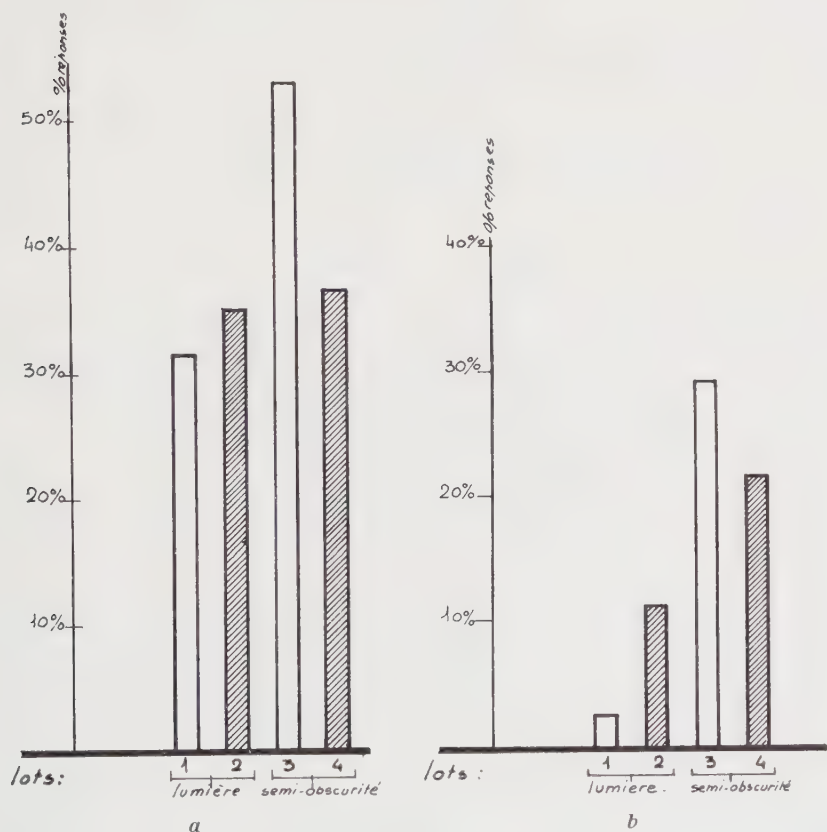
2 cm de l'insecte : tableau 11 b.

Abscisse : nature des lots.

Ordonnée : pourcentages de réponses obtenues.

1 et 3 : fond de sable de Fontainebleau, parois de verre.

2 et 4 : fond de terre, parois noires.



semi-obscurité) ont réagi normalement aux stimulations. Les pourcentages de réponses obtenues à 1 cm et à 2 cm sont dans l'ordre de grandeur correspondant aux zones d'excitabilité observées dans les conditions normales.

Les lots 1, 2 et 4 ont donné des réponses très inférieures aux pourcentages normaux, traduisant une influence frénatrice de la luminosité trop forte ou trop faible.

A 1 cm de la Nèpe, les stimulations opérées sur les individus des lots 1, 2 et 4 ont donné un pourcentage de réponses sensiblement identiques. A cette distance, la plus forte illumination, fond clair/pleine lumière (lot 1) étant à peine plus frénatrice que la plus faible luminosité : fond noir/semi-obscurité (lot 4).

L'influence frénatrice de la lumière se fait nettement plus sentir dans la série d'expériences où les stimulations ont été pratiquées à 2 cm de la Nèpe. L'effet inhibiteur de la pleine lumière est d'autant plus marqué que la couleur du fond accentue son intensité. La plus faible intensité lumineuse (lot 4) influençant beaucoup moins le nombre des réponses.

Les mouvements enregistrés au cours de ces deux séries d'excitations ont été les phases *Pi* et *Cp* du comportement de capture. Les différents lots n'ont pas donné lieu à des réponses variables; proportionnellement au pourcentage de réponses obtenues avec chaque lot, la répartition des mouvements *Pi* ou *Cp* a été la même. Mais, nous avons pu remarquer que l'agitation des tarsi mésothoraciques, déjà signalée, s'est produite plus souvent pour les Nèpes du lot 2 (fond noir/pleine lumière) que pour celles des autres lots.

Conclusions générales.

Nous pouvons conclure, des expériences précédentes, que la Nèpe est sensible aux stimuli optiques. L'Insecte réagit à toutes les modifications extérieures se produisant dans son champ visuel. Toutefois, le stimulus externe ne déclenche une réponse typique du comportement de capture que s'il est placé dans le milieu liquide.

La détection d'un leurre présenté à la Nèpe à des distances déterminées, dans un périmètre de 5 cm autour de la tête de l'Insecte, met en évidence des zones d'excitabilité visuelle décroissantes depuis le point X situé entre les yeux.

A l'intérieur de ces zones, le leurre ne peut déclencher une réponse perceptive intéressant le comportement de capture que s'il se trouve en contact avec le milieu liquide; l'intensité de la sensation est d'autant plus grande que le leurre pénètre plus profondément dans l'eau.

La détection d'un leurre placé en dehors du cristallin provoque un changement d'attitude d'ordre locomoteur.

Une forte illumination inhibe la réaction, de même qu'une faible intensité lumineuse diminue considérablement le pourcentage de réponses obtenues avec un leurre enfoncé dans l'eau.

B. — RÔLE DES VIBRATIONS

Avant d'aborder l'étude des stimulations mécaniques, nous voudrions exposer brièvement l'influence des vibrations sur le comportement de capture de la Nèpe. Plusieurs auteurs (BAERENDS, 1939; RABE, 1953,

notamment) ont montré que la détection des proies chez la Notonecte (Hémiptère Hétéroptère aquatique) se fait par la perception des vibrations mécaniques provoquées par une proie tombée à la surface de l'eau. En tenant compte des réactions observées sur la Nèpe avec les proies de type *Gerris*, nous avons essayé d'induire le comportement de capture à l'aide de vibrations.

Nous avons utilisé un vibreur synchrone (de marque Leybold) fonctionnant à 100 Hz. Ce vibreur produit des trains d'ondes progressives dans un bac conçu spécialement (fig. 9).

Après avoir rempli le bac d'un volume d'eau suffisant pour qu'il

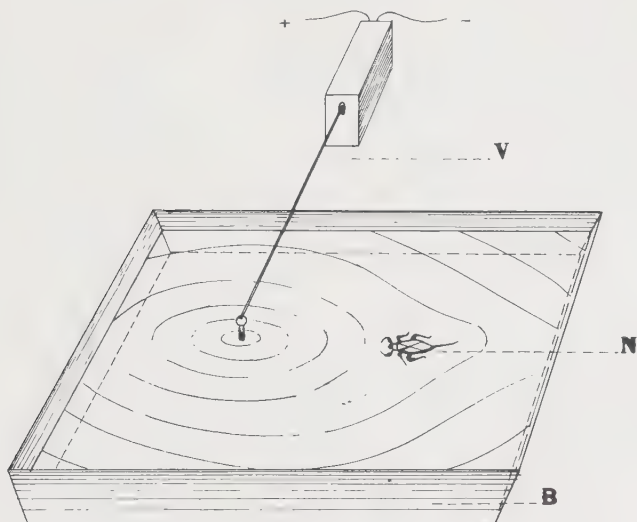


FIG. 9. — Schéma du vibreur synchrone.
V, vibreur; B, bac; N, Nèpe.

s'élève à 1 cm au-dessus du fond, nous avons placé les Nèpes successivement à 20, 10, 5, 2 et 1 cm de la tige du vibreur. Quelle que soit la distance à laquelle se trouve l'animal, il ne réagit jamais aux vibrations. Cependant, si au cours de ses déplacements l'Insecte rencontre la tige, il exécute aussitôt la capture.

Les vibrations ont donc été incapables de déclencher la capture, tout se passe comme si la Nèpe ne percevait pas les trains d'ondes.

En rapprochant ces expériences de ce que nous avons observé pendant la capture de proies du type *Gerris*, nous pouvons conclure que la prise d'intérêt déclenchée par ces proies, n'est pas induite par les vibrations provoquées par les sauts du *Gerris*.

Nous avons aussi produit des déformations à la surface de l'eau, en expulsant l'air à travers une pipette. Les ménisques ainsi formés sont hautement stimulants pour la Nèpe et déclenchent les séquences suivantes du comportement de capture : *Pi - Op - Dp - Cp*.

Il semble bien que les déformations produites à la surface de l'eau

par les proies de type *Gerris* sont à l'origine des réactions de la Nèpe à l'égard de ces proies. Il s'agit, dans ce cas, de perception visuelle. Celles-ci sont d'autant plus stimulantes que la déformation est plus importante, ce qui explique l'influence de la taille des *Gerris* dans le déclenchement des séquences *Op* et *Dp* du comportement de capture.

C. — RÔLE DES STIMULI MÉCANIQUES DANS LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Les expériences précédentes et les observations faites au cours des captures de proies vivantes montrent que les stimuli visuels sont capables de déclencher le comportement de capture, mais dans des conditions limitées. La présence d'un leurre immobile ou peu mobile au voisinage de la Nèpe ne provoque que rarement le schéma complet du comportement de capture.

Par contre, la prise d'intérêt n'est toujours et vraiment déclenchée que si la proie touche la Nèpe. La stimulation mécanique des trois paires de pattes et des différents articles de ces pattes a permis de mettre en évidence l'existence de deux gradients d'excitabilité, ainsi que les degrés d'excitation amenant la conduction des réponses. Ces observations ont été réparties en deux groupes :

I. Rôle des stimuli mécaniques dans la capture des proies.

II. Conduction nerveuse de l'excitation, cette étude fait l'objet du chapitre V.

Rôle des stimuli mécaniques dans la capture des proies.

L'excitation mécanique des trois paires de pattes et de leurs différents articles a été conduite de la façon suivante : des lots de 25 Nèpes, isolées dans des cristallisoirs de 9 cm de diamètre, à fond recouvert de sable de Fontainebleau, et remplis d'un volume d'eau suffisant pour s'élever à 1 cm au-dessus du fond, ont été constitués et soumis à différentes séries de tests.

Les stimulations mécaniques ont été réalisées avec une aiguille montée, utilisée comme leurre. Le leurre, tenu entre les doigts, était introduit lentement dans l'eau du cristallisoir et amené au contact des différents articles des trois paires de pattes. Nous avons enregistré, comme réponse, les mouvements des pattes prothoraciques déclenchés par ces stimulations. Les réponses ont été représentées de la façon *O* : pas de réponse; *R* : rétraction des pattes prothoraciques; *S* : léger mouvement des tarsi prothoraciques, ne déclenchant pas une réponse caractéristique du comportement de capture; *Ar* : mouvement de rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques; *Dp* : déplacement de l'Insecte; *Pi* : prise d'intérêt; *Cp* : capture.

De plus, nous avons précisé l'orientation droite ou gauche des réponses, exemples : *Ard* : mouvement du fémur prothoracique droit; *Pig* : posture de prise d'intérêt de la patte prothoracique gauche.

Enfin, la succession de deux mouvements, ou leur simultanéité, a été indiquée comme suit : *RdRg* : rétraction de la patte prothoracique droite, suivie de la rétraction de la patte symétrique; *R* : rétraction simultanée des pattes prothoraciques.

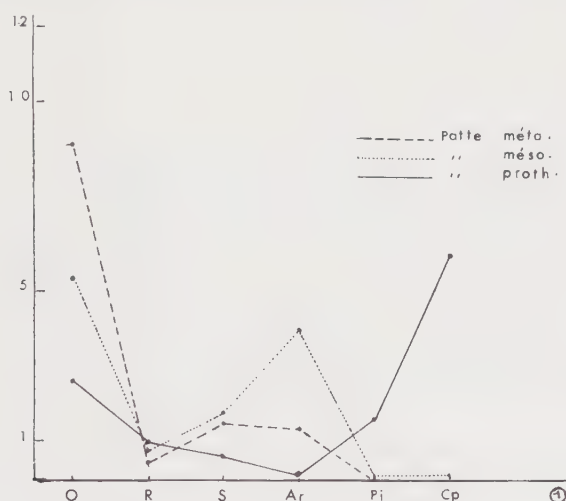
Au cours de ces expériences, chaque stimulation a été pratiquée à un quart d'heure d'intervalle de la précédente.

Les tableaux 12 et 13 indiquent les réponses obtenues.

TABLEAU 12. — MOYENNE DES DIFFÉRENTES RÉPONSES OBTENUES POUR CHAQUE PAIRE DE PATTES

Abscisse : nature des réponses : *O*, pas de réponse; *R*, rétraction des pattes prothoraciques; *S*, mouvement atypique; *Ar*, rejet des fémurs prothoraciques vers l'arrière; *Pi*, prise d'intérêt; *Cp*, capture.

Ordonnée : nombre de réponses (moyenne 12).



Sur le tableau 12, nous avons mentionné la moyenne des différentes réponses obtenues pour chaque paire de pattes, en totalisant les réponses des trois articles d'une même patte. Ces résultats ont été calculés sur 1 200 tests pour chaque catégorie de pattes et correspondent, sur le tableau, à une moyenne de 12.

Les résultats montrent que :

— L'excitation de la patte prothoracique détermine la posture de prise d'intérêt *Pi* ou la capture immédiate des proies *Cp*.

— L'excitation de la patte mésothoracique provoque le rejet vers le thorax des pattes prothoraciques (*Ar*) et l'orientation de l'Insecte vers le côté excité (*Op-Dp*), ces mouvements *Ar*, *Op* et *Dp* ont été consignés sur le tableau sous la rubrique : *Ar*.

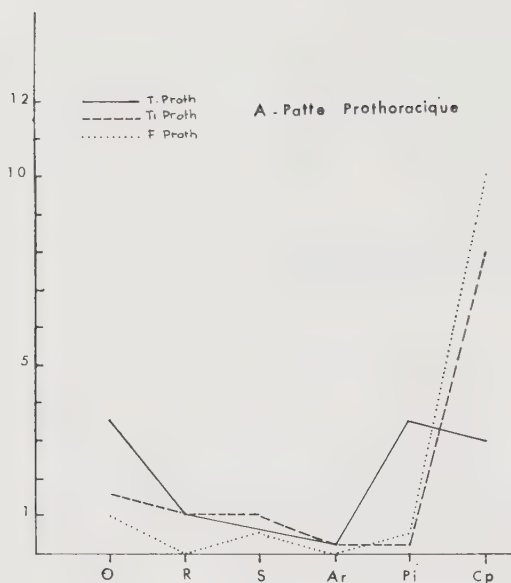


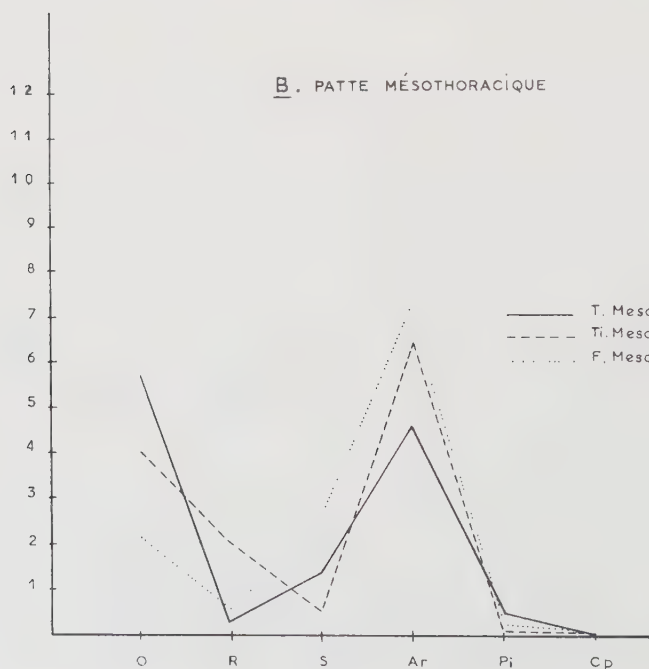
TABLEAU 13 (A)

MOYENNE DES DIFFÉRENTES RÉPONSES
OBTENUES POUR CHAQUE ARTICLE
DE LA PATTE PROTHORACIQUE.

Abscisses : nature des réponses.
Ordonnées : nombre de ré-
ponses (moyenne 12).

TABLEAU 13 (B). — MOYENNE DES DIFFÉRENTES RÉPONSES
POUR CHAQUE ARTICLE DE LA PATTE MÉSOTHORACIQUE

Abscisses : nature des réponses.
Ordonnées : nombre de réponses (moyenne 12).



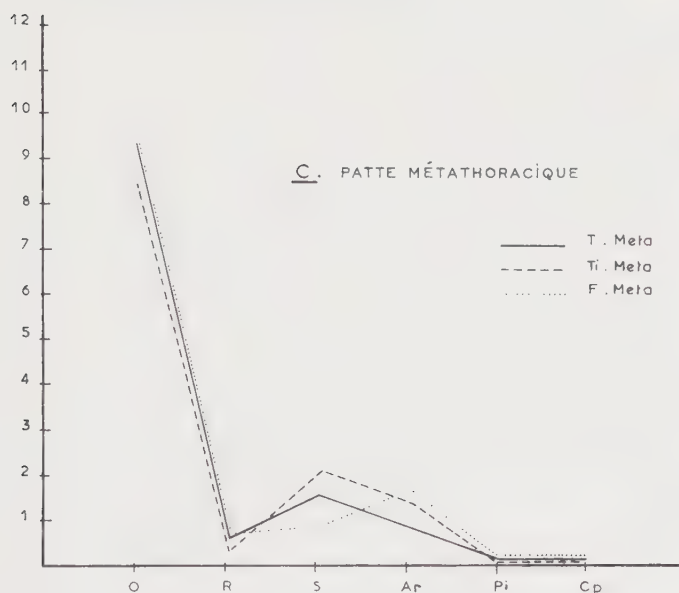
— L'excitation de la patte métathoracique provoque un écartement des pattes prothoraciques et un retournement de l'Insecte faisant face à l'excitant (*Op-Dp*). Ces différents mouvements ont été mentionnés sur le tableau sous la rubrique : *Ar*.

— D'une façon générale, les réponses des pattes mésothoraciques

TABLEAU 13 (C). — MOYENNE DES DIFFÉRENTES RÉPONSES OBTENUES POUR CHAQUE ARTICLE DE LA PATTE MÉTATHORACIQUE

Abcisses : nature des réponses.

Ordonnées : nombre de réponses (moyenne 12).



et métathoraciques se ressemblent, et seul un degré d'intensité sépare les résultats.

Les tableaux 13 (A, B, C) indiquent le nombre de réponses obtenues, pour chaque catégorie de mouvement, par l'excitation des différents articles des trois paires de pattes.

En ce qui concerne la patte prothoracique, l'excitation du tarse provoque soit le redressement des pattes, soit la capture, tandis que la stimulation des tibia et fémur de cette même patte ne donne qu'une seule réponse : *Cp*.

Les différents articles de la patte mésothoracique montrent une excitabilité croissante plus on se rapproche du corps.

Quant aux articles de la patte métathoracique, leur sensibilité aux excitations mécaniques est à peu près équivalente. Toutefois, la stimulation du fémur donne moins de réponses indéterminées du type *S*.

CONCLUSIONS

L'excitation mécanique des différents articles des trois paires de pattes permet de conclure que, selon le niveau antéro-postérieur d'une part et latéral d'autre part de la stimulation, les réponses induites varient dans leur nature et dans leur intensité.

1° Mise en évidence d'un *gradient antéro-postérieur*, que nous pouvons définir ainsi : un article d'une patte déclenchera d'autant mieux le comportement de capture que cette patte sera plus antérieure.

2° Mise en évidence d'un *gradient latéral* défini ainsi : un article d'une patte déclenchera d'autant mieux le comportement de capture que cet article sera plus proximal.

3° Suivant le gradient antéro-postérieur, le segment du comportement de capture déclenché sera d'autant plus proche de *Cp* que la patte excitée sera plus antérieure. Cette règle est renforcée et confirmée par le gradient latéral : plus l'article excité est proximal, plus la réponse obtenue est caractéristique du niveau de stimulation.

4° Il existe une sensibilité relative des trois paires de pattes qui se traduit par différents mouvements de l'Insecte :

— l'excitation des *pattes prothoraciques* détermine le redressement de ces pattes et le réflexe de capture;

— l'excitation des *pattes mésothoraciques* conduit au rejet vers le thorax des pattes prothoraciques, fémur parallèle au corps, et à l'orientation de l'Insecte vers le côté excité;

— l'excitation des *pattes métathoraciques* provoque un écartement des pattes prothoraciques suivant un angle donné et un retournement de l'Insecte faisant face à l'excitant.

CHAPITRE V

MISE EN ÉVIDENCE DES DEGRÉS D'EXCITATION AMENANT LA CONDUCTION DES RÉPONSES

Ayant mis en évidence la sensibilité relative de chacune des paires de pattes de *Nepa rubra* aux excitations mécaniques nous avons recherché comment se faisait la conduction nerveuse. Pour cela, utilisant le même dispositif expérimental que pour les expériences précédentes, nous avons dirigé les excitations mécaniques de la façon suivante :

1° *Des stimulations doubles*, exercées : sur un article d'une patte; sur deux articles d'une même patte; sur deux articles de deux pattes différentes, situées du même côté du corps de l'Insecte.

2° *Des stimulations croisées*, exercées : sur deux articles symétriques d'une paire de pattes; sur deux articles opposés de deux pattes, situées de part et d'autre du corps de l'Insecte.

Les stimulations doubles ont été réalisées avec deux épingles de dissection réunies entre elles par une boule de plastiline, ce qui permettait de varier leur écartement suivant la longueur des articles excités.

Les stimulations croisées ont été réalisées avec deux épingles de dissection, tenues entre les doigts et présentées simultanément aux articles excités.

Pour tous ces tests, le point de contact du leurre était situé au milieu de l'article.

Ces expériences ont été réalisées sur une population de 25 Nèpes, chacune isolée dans un cristalliseur, suivant le dispositif habituel, et soumise quatre fois à chaque série d'expériences. Les moyennes ou les pourcentages de réponses ont donc été calculés sur 100 tests pour chaque catégorie. Afin d'éviter tout effet de sommation, les stimulations ont été réalisées les unes après les autres, à un quart d'heure d'intervalle.

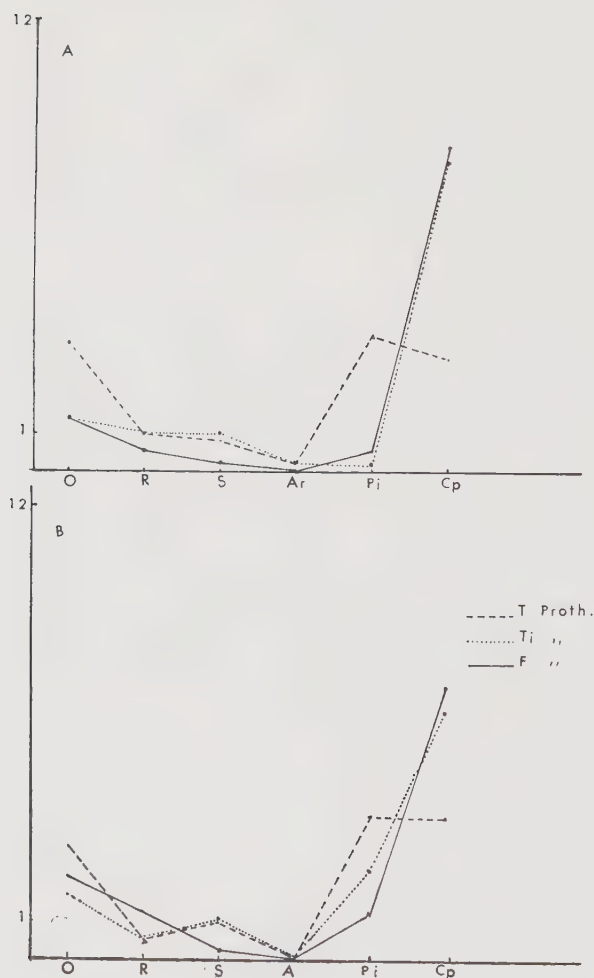
TABLEAU 14. — PATTE PROTHORACIQUE :
RÉPONSES DES TARSES, TIBIAS, FÉMURS PROTHORACIQUES

A : à une excitation par article.

B : à deux excitations par article.

Abscisse : nature des réponses.

Ordonnée : nombre de réponses (moyenne 12).



I. — DOUBLES STIMULATIONS

Sur les trois paires de pattes, les mêmes tests ont été réalisés. Chaque article a été stimulé de la façon suivante : une excitation par article; deux excitations par article, afin de s'assurer que deux stimulations simultanées ne modifient pas la réponse d'un article; deux articles consécutifs ou discontinus d'une même patte, excités simultanément.

L'analyse des réponses obtenues a donné les résultats suivants :

1° Double stimulation d'un même article.

Deux excitations simultanées, exercées sur un même article, n'ont entraîné aucune modification, ni sur l'intensité ni sur la nature des réponses par rapport aux résultats obtenus avec une seule stimulation par article.

Les tableaux 14, 15 et 16 rendent compte des résultats obtenus avec

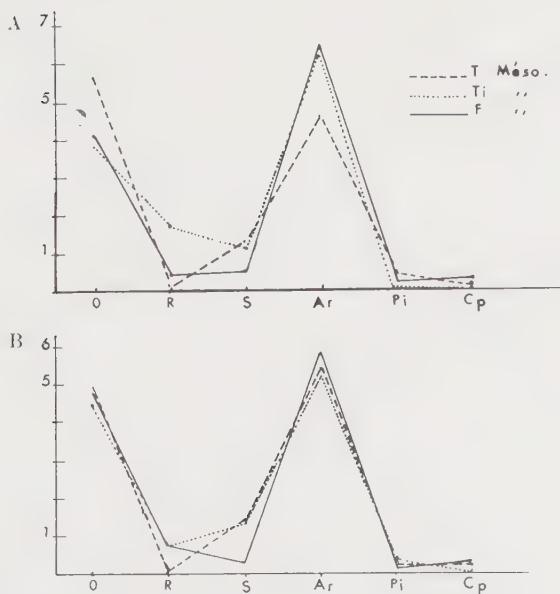
TABLEAU 15. — PATTE MÉSOTHORACIQUE :
RÉPONSES DES TARSES, TIBIAS, FÉMURS MÉSOTHORACIQUES

A : à une excitation par article.

B : à deux excitations par article.

Abcisse : nature des réponses.

Ordonnée : nombre de réponses (moyenne 12).



une excitation et deux excitations sur les mêmes articles. Mises à part les variations individuelles, les courbes obtenues sont comparables, quel que soit le nombre des stimulations.

Ces résultats vont faciliter l'analyse des réponses obtenues par les excitations de deux articles différents et les excitations croisées. En effet, les différences qui pourraient être observées dans l'intensité ou la nature des réponses au cours de ces expériences proviendraient non de la double excitation, mais de l'antagonisme entre les stimulations de deux articles.

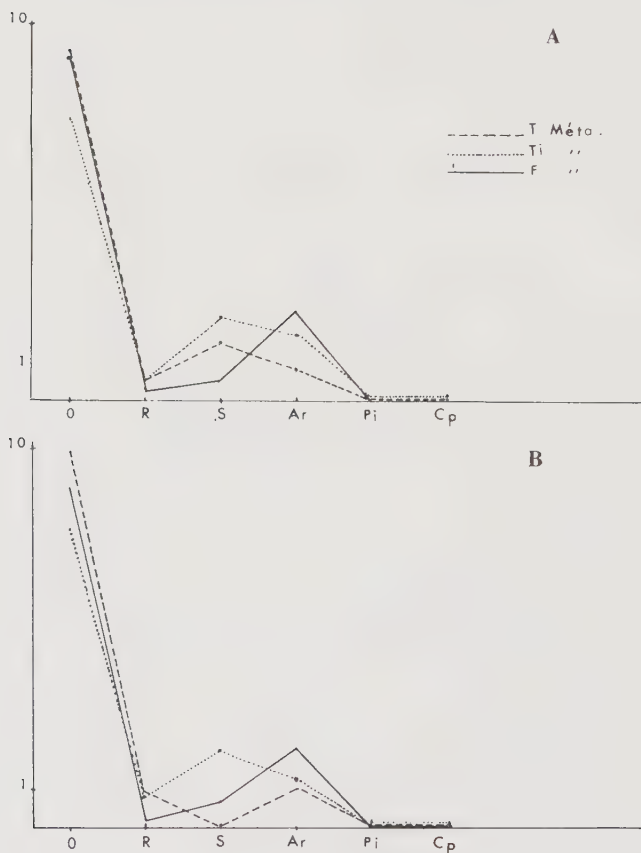
TABEAU 16. — PATTE MÉTATHORACIQUE :
RÉPONSES DES TARSES, TIBIAS, FÉMURS MÉTATHORACIQUES

A : à une excitation par article.

B : à deux excitations par article.

Abscisse : nature des réponses.

Ordonnée : nombre de réponses (moyenne 12).



**2° Excitation simultanée de deux articles
consécutifs ou non d'une patte.**

Sur 25 Nèpes isolées dans des cristallisoirs, suivant le dispositif que nous avons déjà décrit, nous avons pratiqué des stimulations mécaniques au moyen de deux aiguilles à dissection, réunies par une boule de plastiline. Les excitations ont été réalisées de la façon suivante :

— une double excitation sur deux articles d'une même patte, d'après les couples suivantes :

$$\frac{T}{T}; \frac{T}{Ti}; \frac{T}{F}; \frac{Ti}{T}; \frac{Ti}{Ti}; \frac{Ti}{F}; \frac{F}{T}; \frac{F}{Ti}; \frac{F}{F}.$$

T : tarse; *Ti* : tibia; *F* : fémur.

Les couples $\frac{T}{T}$, $\frac{T_i}{T_i}$, $\frac{T}{F}$, servant de témoins et permettant de comparer l'effet de la double stimulation sur un article avec la double excitation sur deux articles.

Les tests ont été pratiqués à un quart d'heure d'intervalle les uns des autres.

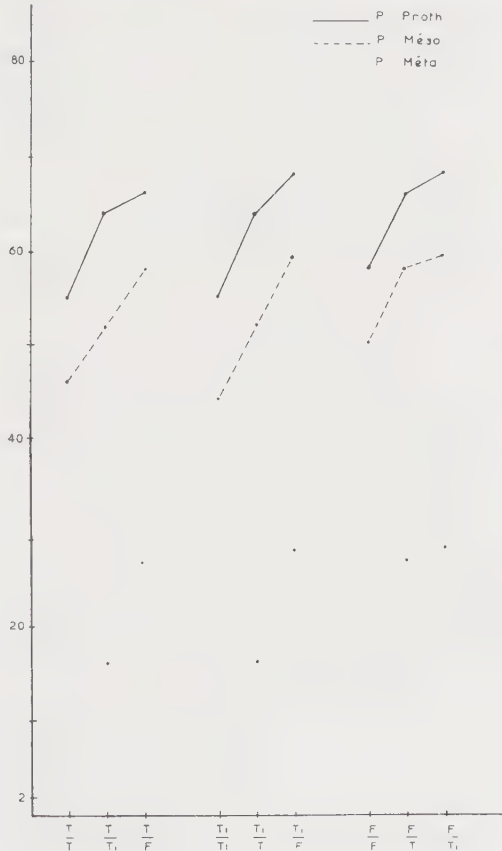
Chaque série d'excitations a été réalisée pour les trois paires de pattes.

TABLEAU 17

EXCITATION SIMULTANÉE
DE DEUX ARTICLES
CONSÉCUTIFS OU NON
D'UNE PATTE

Abcisse : couples des articles.

Ordonnée : pourcentages de réponses totales.



Les pourcentages de réponses ont été calculés sur 100 tests pour chaque catégorie d'expérience.

Le tableau 17, consigne les résultats obtenus par la stimulation des couples.

Ces résultats confirment :

— l'existence du gradient antéro-postérieur : le pourcentage de réponses est d'autant plus élevé que l'excitation est exercée sur un article plus antérieur ;

— l'existence du gradient latéral : l'excitation des fémurs, donnant toujours un pourcentage plus élevé de réponses que tout autre article.

L'excitation simultanée de deux articles d'une même patte montre :

— un pourcentage toujours plus important de réponses, en comparaison de la double excitation de chacun des articles.

L'intensité des réponses étant favorisée par la double excitation simultanée de deux articles opposés ou discontinus d'une même patte, il était intéressant d'étudier la nature des réponses obtenues.

En calculant, pour chacun des tests, la moyenne des réponses obtenues d'après les catégories suivantes de réponses : *O* : pas de réponse; *R* : rétraction des pattes prothoraciques; *S* : agitation des pattes prothoraciques; *Ar* : rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques; *Pi* : redressement des pattes prothoraciques; *Cp* : capture; nous avons constaté que l'augmentation de l'intensité des réponses affecte surtout les réponses atypiques (réponses des types *R* et *S*).

En ce qui concerne les articles de la patte prothoracique, les réponses typiques obtenues par les couples de stimulations sont influencées par l'antagonisme entre la nature des réponses du tarse (réponse du type *Pi*) et celles des tibias et fémurs (réponses du type *Cp*). Le couple d'excitation $\frac{T}{T_i}$ donne des réponses mixtes, soit *Pi*, soit *Cp*; tandis que le couple d'excitation $\frac{T}{F}$ donne des réponses de type *Cp*; dans ce cas, il y a prépondérance du type de réponse caractéristique de *F*. Dans le premier cas ($\frac{T}{T_i}$), la somme des réponses de type *Pi* et *Cp* est à peine supérieure à celle obtenue par la double excitation de l'un ou l'autre article. Mais cette augmentation de l'intensité des réponses typiques est très inférieure à l'augmentation des réponses atypiques. Dans le second cas ($\frac{T}{F}$), où l'antagonisme entre les réponses données par chacun des articles est maximum, l'intensité des réponses typiques est inférieure à celle donnée par la double excitation de *F*, et presque égale à celle donnée par la double excitation de *T*.

Aux pattes mésothoraciques et métathoraciques, l'excitation simultanée de deux articles opposés ou discontinus augmente seulement le pourcentage de réponses atypiques, par rapport aux tests témoins.

Nous ne donnons que les courbes de réponses relatives aux articles de la patte prothoracique (tableaux 18, 19, 20). Ces courbes étant les plus caractéristiques des variations obtenues par la double stimulation sur la nature des réponses.

Conclusions. — L'examen des résultats obtenus par la double excitation de deux articles opposés ou discontinus d'une patte montre :

— qu'il y a toujours une augmentation du pourcentage de réponses obtenues, avec des couples d'articles opposés ou discontinus, en comparaison du nombre de réponses obtenues par la double excitation de ces mêmes articles;

— qu'il n'y a pas augmentation du pourcentage de réponses typiques. Donc la stimulation par couple d'articles se traduit par une augmentation du pourcentage de réponses atypiques, soit *R* ou *S*;

TABLEAU 18

NATURE DES RÉPONSES OBTENUES PAR L'EXCITATION SIMULTANÉE DU TARSE ET DES DEUX AUTRES ARTICLES DE LA PATTE PROTHORACIQUE.

La double stimulation du tarse est utilisée comme témoin.

Abscisses : nature des réponses.

Ordonnées : nombre de réponses (moyenne 12).

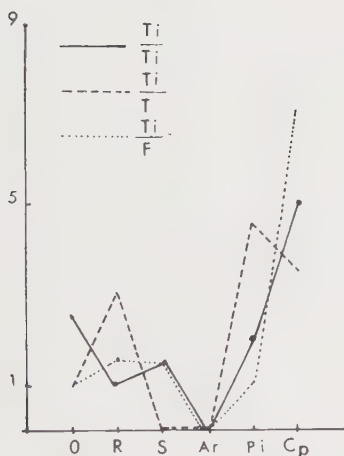
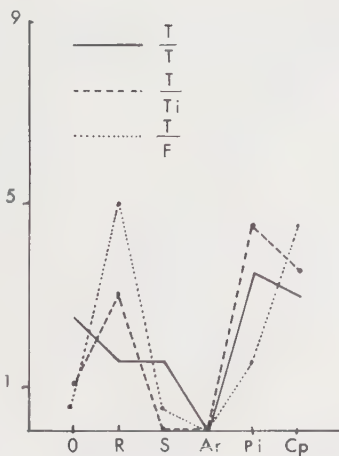


TABLEAU 19

NATURE DES RÉPONSES OBTENUES PAR L'EXCITATION SIMULTANÉE DU TIBIA ET DES DEUX AUTRES ARTICLES DE LA PATTE PROTHORACIQUE.

La double stimulation du tibia est utilisée comme témoin.

Abscisses : nature des réponses.

Ordonnées : nombre de réponses (moyenne 12).

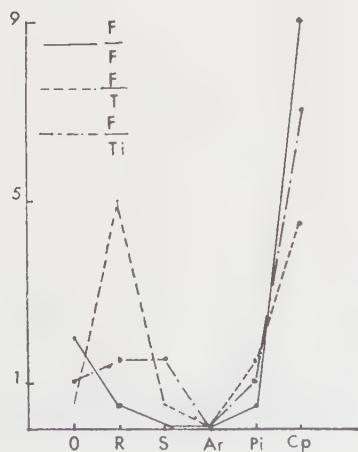
TABLEAU 20

NATURE DES RÉPONSES OBTENUES PAR L'EXCITATION SIMULTANÉE DU FÉMUR ET DES DEUX AUTRES ARTICLES DE LA PATTE PROTHORACIQUE.

La double stimulation du fémur est utilisée comme témoin.

Abscisses : nature des réponses.

Ordonnées : nombre de réponses (moyenne 12).



— que la nature des réponses typiques n'est pas modifiée : ce sont toujours les réponses typiques du niveau excité qui se produisent;

— que la patte prothoracique donne lieu à des réponses typiques de nature différente selon le niveau du gradient latéral où se produit l'excitation. Soit des réponses de type *Pi* au niveau du tarse prothoracique, et des réponses de type *Cp* au niveau des tibias et des fémurs. La double excitation pour cette patte déclenche un antagonisme dans la nature des réponses. Les résultats de cet antagonisme montre que l'article le plus proximal du gradient latéral, le fémur, domine l'article le plus distal, le tarse. Il n'en est pas de même pour le tibia, l'action réciproque du tarse et du tibia se traduisant par un pourcentage équivalent de réponses de l'une et l'autre catégorie.

3° *Excitation simultanée de deux articles de deux pattes différentes.*

Au cours de ces expériences, nous avons procédé à des doubles excitations sur chaque article des trois paires de pattes; à des excitations simultanées de deux articles de deux pattes différentes, situées du même côté du corps de l'Insecte.

Pour désigner les articles des trois paires de pattes, nous avons employé la dichotomie suivante :

- TA* : tarse prothoracique;
TiA : tibia prothoracique;
FA : fémur prothoracique.
TM : tarse mésothoracique;
TiM : tibia mésothoracique;
FM : fémur mésothoracique.
TP : tarse métathoracique;
TiP : tibia métathoracique;
FP : fémur métathoracique.

Les couples d'excitations sont les suivantes :

$\frac{TA}{TM}$	$\frac{TA}{TiM}$	$\frac{TA}{FM}$	$\frac{TA}{TP}$	$\frac{TA}{TiP}$	$\frac{TA}{FP}$	$\frac{TM}{TP}$	$\frac{TM}{TiP}$	$\frac{TM}{FP}$
$\frac{TiA}{TM}$	$\frac{TiA}{TiM}$	$\frac{TiA}{FM}$	$\frac{TiA}{TP}$	$\frac{TiA}{TiP}$	$\frac{TiA}{FP}$	$\frac{TiM}{TP}$	$\frac{TiM}{TiP}$	$\frac{TiM}{FP}$
$\frac{FA}{TM}$	$\frac{FA}{TiM}$	$\frac{FA}{FM}$	$\frac{FA}{TP}$	$\frac{FA}{TiP}$	$\frac{FA}{FP}$	$\frac{FM}{TP}$	$\frac{FM}{TiP}$	$\frac{FM}{FP}$

Dans cette série d'expériences, il a été mis en compétition le gradient latéral et le gradient antéro-postérieur.

Compétition entre les articles de la patte métathoracique (PP) et ceux des pattes mésothoracique (PM) et prothoracique (PA). — Les tableaux 21 et 22 rendent compte des résultats obtenus par la compé-

TABLEAU 21. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PP, AVEC CEUX DE LA PATTE PM.

Abscisses : nature des réponses; RT : nombre total de réponses obtenues; Ty PP : réponses du type patte PP; Ty PM : réponses du type patte PM.

Ordonnées : pourcentages de réponses.

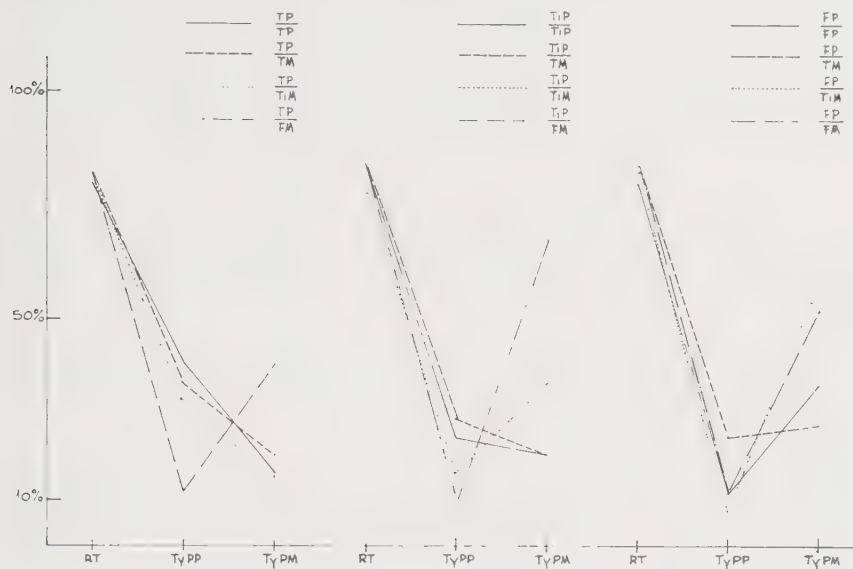
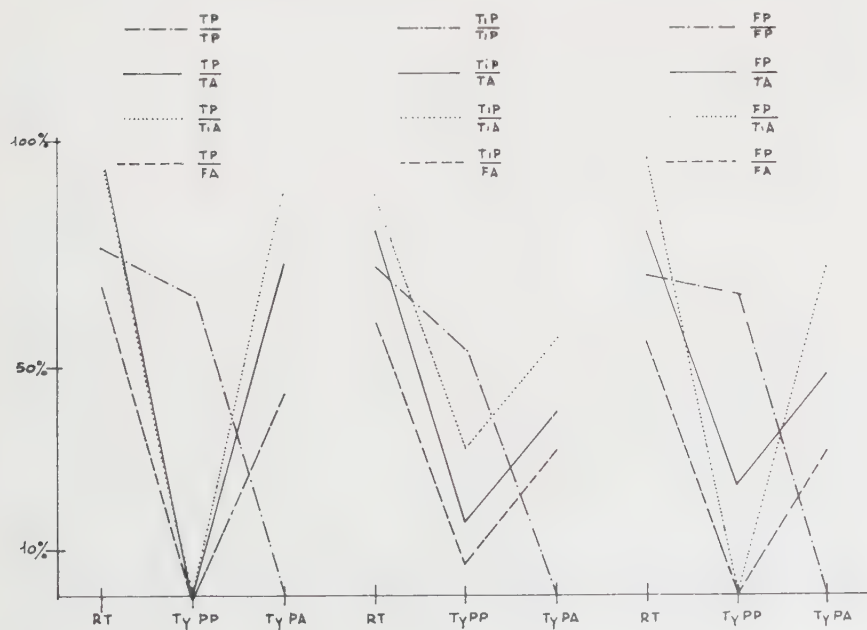


TABLEAU 22. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PP, AVEC CEUX DE LA PATTE PA.

Abscisses : nature des réponses; RT : nombre total de réponses obtenues; Ty PP : réponses du type patte PP; Ty PA : réponses du type patte PA.

Ordonnées : pourcentage de réponses.



tition des trois articles de la patte métathoracique (*PP*) avec ceux de la patte mésothoracique (*PM*) d'une part, et de la patte prothoracique (*PA*) d'autre part.

Sur ces graphiques, nous avons représenté le pourcentage de réponses obtenues mesurant l'intensité de l'excitation, puis les pourcentages de réponses du type patte métathoracique et du type patte mésothoracique (tableau 21), et les pourcentages de réponses du type patte métathoracique et du type patte prothoracique (tableau 22).

RÉSULTATS. — L'excitation simultanée des pattes métathoraciques (*PP*) et mésothoraciques (*PM*) ne produit pas d'augmentation de l'intensité des réponses : dans tous les cas, le pourcentage de réponses demeure voisin.

La nature des réponses obtenues par la stimulation de ces pattes est comparable. Il s'agit toujours d'un rejet vers l'arrière des pattes prothoraciques, s'accompagnant d'une orientation de l'Insecte vers l'impact. Orientation plus fréquente pour l'excitation de la patte métathoracique que pour celle de la patte mésothoracique. L'examen des pourcentages de réponses typiques de chaque patte indique que les couples d'excitations favorisent le type de réponse patte mésothoracique, c'est-à-dire : *Ar*. Cette dominance du type de réponse *Ar* est d'autant plus marquée que les articles stimulés sont plus proximaux.

La compétition entre deux types de réponses est plus importante entre les pattes métathoraciques (*PP*) et prothoraciques (*PA*). Dans ces couples d'excitation, nous constatons une dominance très importante du type de réponse des pattes prothoraciques, c'est-à-dire des mouvements *Cp* ou *Pi*.

Compétition entre la patte *PM* et les pattes *PP* et *PA*. — Les résultats des stimulations entre *PM* et les pattes *PP* et *PA* sont représentés sur les tableaux 23 et 24. Nous n'avons indiqué que les pourcentages de réponses totales et les pourcentages de réponses typiques de chacune des pattes stimulées.

Le tableau 23 reproduit les résultats que nous avons déjà indiqués dans le tableau 21, mais dans le tableau 23 nous comparons les réponses de la double stimulation des pattes *PM* et *PP* avec celles de la double excitation des articles de la patte *PM*.

La comparaison des réponses obtenues par la compétition des articles de *PM* avec ceux de *PP* confirme ce que nous avons déjà signalé : cette double excitation n'interfère pas sur le pourcentage de réponses totales enregistrées, et ce sont toujours les réponses de type *PM* qui dominent les réponses de type *PP*. Le tableau 23 met encore mieux en évidence cette dominance que ne le faisait le tableau 21. En effet, on peut remarquer que l'excitation du *TM* avec les trois articles de *PP* provoque un nombre sensiblement égal de réponses soit du type *PP*, soit du type *PM*. Mais avec l'excitation du *TiM* et des trois articles de *PP*, les réponses de type *PP* diminuent beaucoup, et elles deviennent très

TABLEAU 23. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PM, AVEC CEUX DE LA PATTE PP.

Abscisses : nature des réponses; RT : nombre total de réponses obtenues; TyPM : réponses du type patte PM; TyPP : réponses du type patte PP.

Ordonnées : pourcentages de réponses.

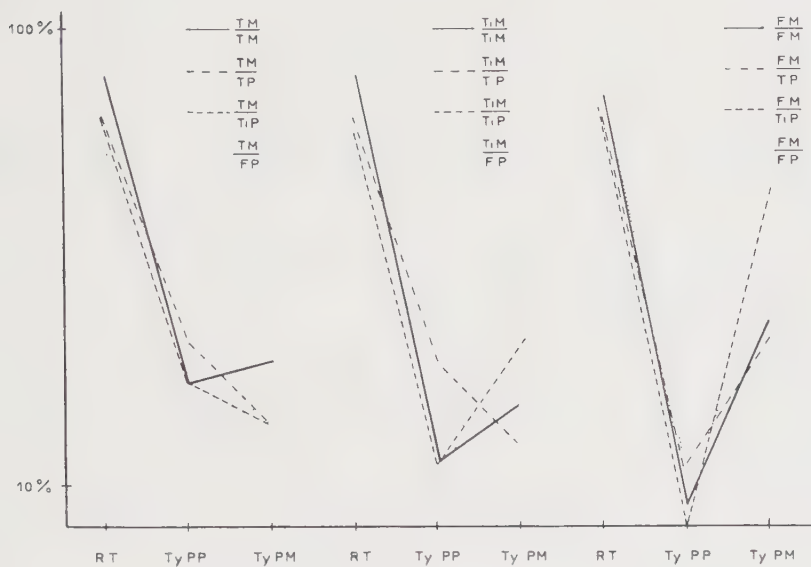
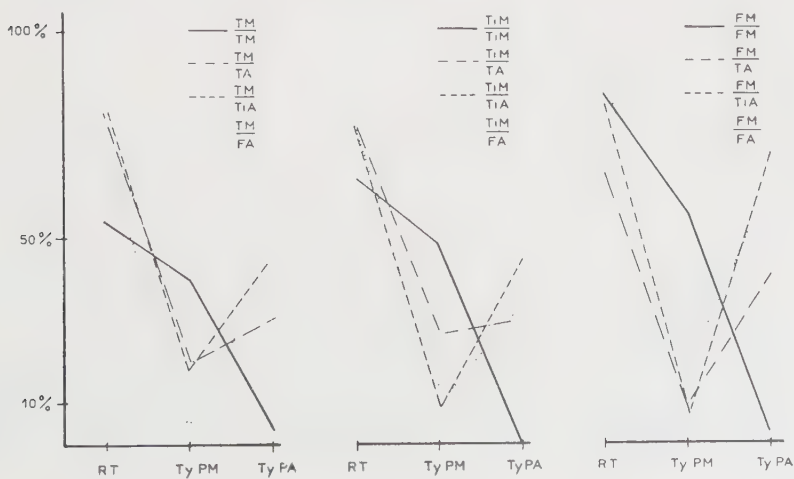


TABLEAU 24. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PM, AVEC CEUX DE LA PATTE PA.

Abscisses : nature des réponses; RT : nombre total de réponses obtenues; TyPM : réponses du type patte PM; TyPA : réponses du type patte PA.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



rare, sinon nulles, lorsqu'on excite simultanément *FM* et les trois articles de *PP*.

Par contre, la double excitation des articles de *PM* avec ceux de *PA* augmente l'intensité des réponses par rapport à la simple excitation des articles de *PM*. Cette augmentation du pourcentage des réponses totales est surtout sensible vis-à-vis des articles *TM* et *TiM*.

Quant à la nature des réponses obtenues, nous constatons que les réponses du type patte *PA* sont toujours les plus nombreuses, et ceci d'autant mieux que l'article de *PM* est plus proximal.

Compétition entre la patte *PA* et les pattes *PP* et *PM*. — Les tableaux 25 et 26 rendent compte du pourcentage de réponses obtenues par la double excitation des articles de *PA* avec ceux des pattes *PP* et *PM*.

Les couples d'excitations formées entre les pattes *PA* et *PP* montrent : une diminution du pourcentage des réponses totales, par stimulation de *FA* avec les trois articles de *PP*.

C'est aussi l'article le plus proximal de *PA* qui est le plus perturbé, du point de vue de la nature des réponses. Les pourcentages de captures diminuent de 50 % par la double excitation de *FA* avec ceux de *PP*, alors que les segments *TA* et *TiA* sont peu influencés par la double stimulation.

Nous observons des résultats comparables par l'excitation simultanée de *PA* avec *PM*. L'intensité des réponses est toujours plus faible, mais la diminution n'est que de l'ordre de 5 à 10 %.

La nature des réponses est peu influencée, on n'observe qu'une diminution du pourcentage des réponses typiques.

Conclusions. — Au cours de ces expériences, nous avons cherché à déterminer comment les excitations mécaniques influencent le comportement. La stimulation de chacun des articles des trois paires de pattes engendre une réponse caractéristique du niveau morphologique de l'excitation.

La double stimulation de chacun des articles provoque la même réponse qu'une seule excitation.

L'excitation simultanée de deux articles d'une même patte augmente l'intensité des réponses. Nous avons mesuré l'intensité des réponses par le pourcentage de réponses obtenues à la suite d'une centaine de stimulations.

L'excitation simultanée de deux articles de deux pattes augmente l'excitabilité de l'Insecte par rapport à la seule excitation des pattes mésothoraciques et métathoraciques, et la diminue par rapport à celle déclenchée par la seule stimulation des articles de *PA*.

Autrement dit, la double stimulation de deux articles situés sur un même gradient latéral augmente l'excitabilité de la Nèpe, tandis que la double stimulation de deux articles situés sur le gradient antéro-postérieur diminue la sensibilité des pattes prothoraciques.

TABLEAU 25. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PA, AVEC CEUX DE LA PATTE PP.

Abscisses : nature des réponses; *RT* : réponses totales obtenues; *TyPA* : réponses du type de la patte PA; *TyPP* : réponses du type de la patte PP.

Ordonnées : pourcentages des réponses.

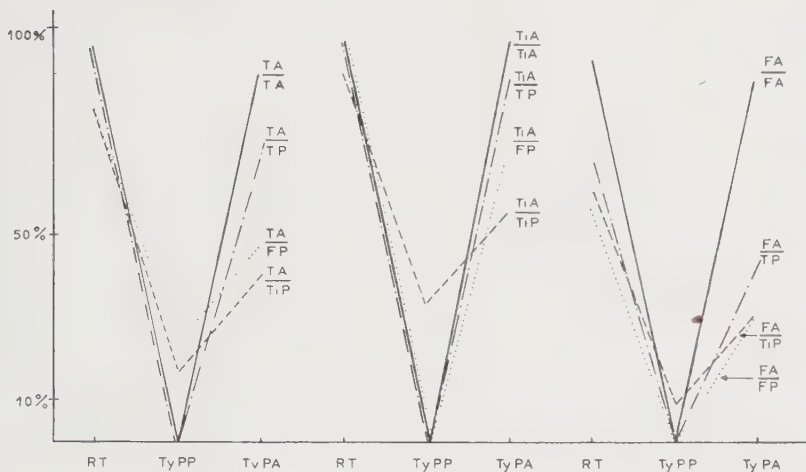
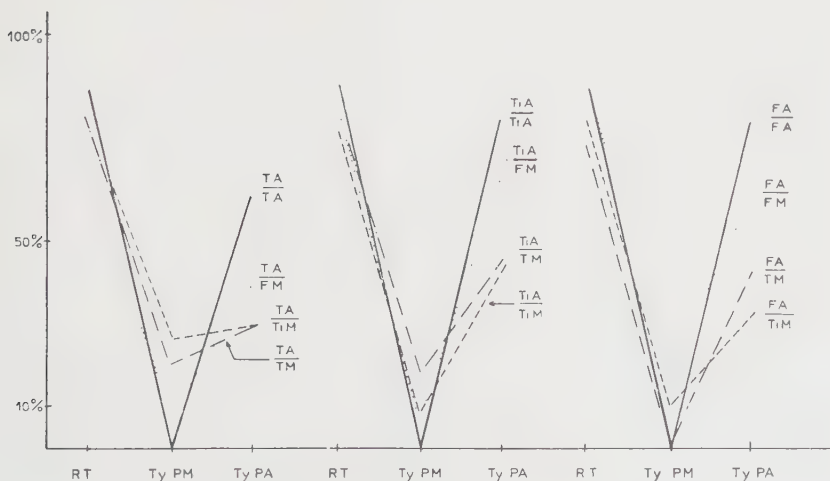


TABLEAU 26. — RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PA, AVEC CEUX DE LA PATTE PM.

Abscisses : nature des réponses; *RT* : réponses totales obtenues; *TyPA* : réponses du type patte PA; *TyPM* : réponses du type patte PM.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



Selon le niveau morphologique de l'excitation, les pattes prothoraciques répondent par une posture caractéristique, c'est cette posture que nous avons appelée *la nature des réponses*. La double stimulation exercée sur le gradient latéral ne modifie pas la nature des réponses.

Quel que soit le stimulus, on voit toujours apparaître sur l'ensemble des réponses un certain pourcentage d'activités atypiques, c'est-à-dire des réactions ne correspondant pas à un segment du comportement de capture. L'augmentation de l'intensité des réponses, provoquée par une double stimulation exercée sur le gradient latéral, ou le gradient antéro-postérieur, se traduit par une augmentation des réponses atypiques.

Ces réponses atypiques sont : *R* (rétraction des pattes prothoraciques) ou *S* (agitation des tarsi prothoraciques); nous avons déjà signalé l'apparition de ces mouvements au cours des expériences de la perception visuelle du leurre, et nous avons vu qu'ils étaient le point de départ d'activité de déplacement. En particulier *S*, l'activité de fuite commençant par une agitation des tarsi prothoraciques, qui se transforme en mouvements d'orientation, puis de locomotion si la stimulation continue. Les stimulations mécaniques telles que nous les avons pratiquées n'ont jamais été assez fortes pour induire une généralisation des réponses, les activités de diversion n'ont pas dépassé le stade *R* ou *S*. Ces activités de diversion ont deux causes différentes nous semble-t-il :

- d'une part, la double excitation le long du gradient latéral;
- d'autre part, la double excitation le long du gradient antéro-postérieur qui crée un antagonisme, mettant en conflit deux activités opposées, aboutissant le plus souvent au développement d'une activité de déplacement (TINBERGEN, 1940; ARMSTRONG, 1950).

Nous pensons que la double stimulation sur le gradient latéral augmente l'intensité du stimulus, tandis que la double excitation sur le gradient antéro-postérieur crée un antagonisme, ces deux catégories de stimulation favorisant le développement d'activités de déplacement.

Puisque la double excitation d'un article ne provoque aucune modification ni de l'intensité ni de la nature des réponses, les variations observées par la double excitation de deux articles d'une même patte proviennent d'un renforcement du stimulus.

La double excitation d'un article ne constitue pas un renforcement du stimulus, sa valeur reste la même, tandis que la double excitation de deux articles d'une même patte augmente la valeur du stimulus; cette augmentation ne favorise pas une meilleure conduction des réponses, mais au contraire accroît le nombre de réponses atypiques.

Cependant, dans la grande majorité des cas examinés, la double excitation aboutit à une réponse typique du comportement de capture. Dans ce cas, la réponse enregistrée est toujours conforme au segment de comportement le plus proche de la capture, c'est-à-dire à la réponse de l'article, morphologiquement le plus antérieur.

4° Orientation des réponses.

Tous les résultats exprimés dans les paragraphes précédents tiennent uniquement compte de l'intensité et de la nature des réponses obtenues par la stimulation de couples d'articles. Un autre facteur reste à examiner : celui de *l'orientation des réponses*.

En effet, toutes les stimulations ont été effectuées du côté droit, par rapport à l'axe du corps. En enregistrant les réponses des pattes prothoraciques à ces excitations, nous avons tenu compte de l'orientation des réponses.

Pour chaque article des trois paires de pattes, nous avons étudié l'orientation des réponses, en indiquant : les réponses de la patte prothoracique droite seule; les réponses de la patte prothoracique gauche seule; les réponses de la patte prothoracique droite suivie d'une réponse de la patte prothoracique gauche; les réponses des deux pattes prothoraciques ensemble, le temps de latence entre les mouvements de l'une et de l'autre patte n'étant pas mesurable les deux mouvements apparaissent simultanés.

Le tableau 27 indique les pourcentages de réponses obtenues avec la patte prothoracique gauche seule, pour des stimulations exercées

TABLEAU 27. — POURCENTAGES DE RÉPONSES D'ORIENTATION
OPPOSÉE A CELLE DE LA STIMULATION

Nombres en caractère gras : pourcentages de réponses obtenues par la double excitation d'un article.

Séries encadrées : pourcentages de réponses obtenues par la double excitation de deux articles d'une patte.

	TA	TiA	FA	TM	TiM	FM	TP	TiP	FP
TA	0	0	0	2,4	5,1	0	0	0	0
TiA	0	0	0	0	0	0	8	0	0
FA	0	0	0	2,7	5,1	0	0	0	7
TM	2,4	0	2,7	3	0	0	0	0	0
TiM	5,1	0	5,1	0	2,5	0	0	0	0
FM	0	0	0	0	0	4,7	5	0	0
TP	0	8	0	0	0	5	0	0	0
TiP	0	0	0	0	0	0	0	5,5	0
FP	0	0	7	0	0	0	0	0	7,3

sur des articles de patte orientée à droite du corps. Dans ce tableau, le chiffre 0, n'indique pas un 0 absolu. En effet, lorsqu'il n'a été enregistré qu'une seule réponse patte gauche, sur l'ensemble des 800 tests constituant l'expérience, pour un article donné, nous avons négligé ce pourcentage insignifiant, et considéré que l'orientation de la réponse se faisait suivant l'orientation du stimulus. Sur ce tableau, nous avons encadré les pourcentages de réponses provenant de l'excitation de deux articles d'une même patte.

Il ressort de l'examen de ces pourcentages que la probabilité d'une réponse d'orientation opposée à celle de l'excitation est faible, et que son apparition est soumise au hasard le long du gradient latéral de chacune des pattes.

Toutefois, l'orientation spécifique des réponses paraît influencée par la double excitation des articles d'une même patte.

a) Orientation des réponses obtenues par la double excitation d'un article. — Les réponses de la patte prothoracique sont toujours orientées du même côté que le stimulus.

Pour la patte mésothoracique, nous enregistrons de 2 à 5 % de réponses d'orientation opposée à celle du stimulus.

Le pourcentage est encore plus élevé pour la patte métathoracique, il se situe entre 5 et 7 %.

b) Orientation des réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles d'une même patte. — Pour les trois paires de pattes nous constatons une correction parfaite des réponses, qui sont toujours orientées du même côté que la stimulation. Cette observation est à rapprocher de l'augmentation de l'intensité des réponses, provoquée par l'excitation simultanée de deux articles d'une patte. Cette double excitation renforce la sensibilité du gradient latéral et favorise l'orientation des réponses.

c) Orientation des réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles de deux pattes. — Dans ces conditions expérimentales, nous voyons réapparaître un pourcentage non négligeable de réponses d'orientation opposées à la stimulation.

En stimulant les trois articles de la patte prothoracique avec ceux de la patte mésothoracique, nous enregistrons de 2 à 5 % de réponses dont l'orientation est opposée à celle de la stimulation.

L'excitation simultanée des articles de *PA* avec ceux de *PP* donne de 7 à 8 % de réponses d'orientation opposée à celle du stimulus.

Nous pouvons en conclure que ces pourcentages d'erreur d'orientation sont respectivement dus soit aux articles de la patte mésothoracique, soit à ceux de la patte métathoracique. Les pourcentages étant les mêmes que ceux obtenus par la double stimulation de chacune de ces pattes.

CONCLUSIONS. — Le pourcentage de réponses d'orientation opposée à celle de la stimulation est faible, et semble se produire au hasard, pour une patte donnée. C'est-à-dire que, dans les conditions de nos expériences, il n'a pas été possible de déceler une influence particulière de l'un ou l'autre des articles d'une patte sur l'orientation des réponses.

Nous pouvons dire cependant que ce pourcentage d'erreur varie en fonction du gradient antéro-postérieur : il est plus important pour la patte métathoracique (sa valeur est de 5 à 7 %) que pour la patte mésothoracique (sa valeur étant dans ce cas de 2 à 5 %), et il est nul pour la patte prothoracique.

Lorsque l'intensité des réponses est augmentée par la stimulation de deux articles d'une même patte, le pourcentage d'erreur d'orientation devient nul pour les trois paires de pattes.

Enfin, par l'excitation simultanée de deux articles de deux pattes, nous retrouvons les mêmes pourcentages d'erreur que ceux obtenus avec la patte la plus postérieure du couple. Il n'y a ni renforcement ni freinage de ces pourcentages. Ceci apparaît clairement avec les doubles stimulations entre les articles *PA* et ceux de *PM* et *PP* : dans ces expériences, nous relevons le pourcentage d'erreur typique de *PM* pour les couples $\frac{PA}{PM}$, et celui de *PP* pour les couples $\frac{PA}{PP}$.

La double excitation des articles de *PP* et de *PM* (c'est-à-dire des deux pattes présentant le plus grand nombre de réponses d'orientation opposées à la stimulation) aboutit à un pourcentage égal à 5 % de réponses d'orientation opposée. Ce pourcentage étant la limite supérieure présentée par *PM* et la limite inférieure présentée par *PP*. On peut en conclure qu'il n'y a aucun effet cumulatif sur l'orientation des réponses, dû à la double excitation.

d) Réponses intéressant une seule patte prothoracique ou les deux.

— Dans nos expériences, toutes les stimulations ont été exercées du côté droit. Dans le tableau 28, nous avons consigné le pourcentage de réponses orientées du même côté que la stimulation. Dans le calcul de ces pourcentages, nous n'avons mentionné que les mouvements de la patte prothoracique droite, sans tenir compte des réponses qui avaient entraîné un mouvement de la patte prothoracique droite suivie d'un mouvement de la patte prothoracique gauche, soit avec un temps de latence appréciable, soit avec un temps de latence non mesurable.

Dans ce tableau, nous avons entouré les réponses obtenues par la stimulation de deux articles d'une patte.

Le pourcentage de réponses d'orientation opposée à celle de la stimulation étant faible, on peut considérer que l'excitation donne lieu à deux catégories de réponses :

— l'une de la patte prothoracique droite seule;

— l'autre de la patte prothoracique droite, suivie de la patte prothoracique gauche, ces deux mouvements pouvant être distincts dans

TABLEAU 28. — POURCENTAGES DE RÉPONSES
DE MÊME ORIENTATION QUE CELLE DE LA STIMULATION

(Seules les réponses intéressant la *PAd* ont été mentionnées.)

Nombres en caractère gras : pourcentages de réponses obtenues par la double excitation d'un article.

Séries encadrées : pourcentages de réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles d'une patte.

	TA	TiA	FA	TM	TiM	FM	TP	TiP	PP
TA	36	30	26	56	58,9	63,6	50	60	20
TiA	30	27,9	28	48	64	59,6	33	36,3	50
FA	26	28	29	47,7	61	65,9	52,9	60	28
TM	56	48	47,7	27	27	27	15	30	26,3
TiM	58,9	64	61	27	32,5	31	30	31,5	26,3
FM	63,6	59,6	65,9	27	31	30,4	20	20	14,7
TP	50	33	52,9	15	30	20	33	10	19
TiP	60	36,3	60	30	31	20	10	30	11
FP	20	50	28	26,3	26,3	14,7	19	11	24,3

certains cas, ou apparaître simultanés dans d'autres. Compte tenu de ces observations, l'examen du tableau 28 donne les précisions suivantes :

RÉPONSES OBTENUES PAR LA DOUBLE EXCITATION D'UN ARTICLE. — Il semble que les trois paires de pattes répondent de la même façon aux excitations : environ 30 % des réponses sont produites par la patte prothoracique droite.

Autrement dit, la double stimulation d'un article déclenche une réponse entraînant un mouvement de la patte prothoracique droite, suivie d'un mouvement de la patte symétrique, selon une fréquence variable suivant le niveau antérieur de l'excitation. Cette fréquence est de 70 % environ pour l'excitation de *PA*, 65 % environ pour l'excitation de *PM*, 62 % environ pour l'excitation de *PP*.

Dans le calcul de ces pourcentages, nous avons tenu compte des réponses d'orientation opposée à celle de la stimulation.

RÉPONSES OBTENUES PAR LA DOUBLE EXCITATION DE DEUX ARTICLES D'UNE PATTE. — L'excitation simultanée de deux articles consécutifs ou non d'une même patte ne donnant jamais de réponse d'orientation

opposée à la stimulation, il ressort du tableau que les tests fournissent les pourcentages suivants de réponses entraînant un mouvement des deux pattes prothoraciques :

- 70 % pour la patte prothoracique.
- 70 % pour la patte mésothoracique.
- de 80 à 90 % pour la patte métathoracique.

En comparant ces pourcentages avec ceux obtenus par la double stimulation d'un article, nous constatons que l'excitation simultanée de deux articles d'une patte donne un pourcentage de réponses :

— *identique* à celui obtenu par la double stimulation des articles pour la patte prothoracique;

— *supérieur* à celui obtenu par la double stimulation des articles, pour la patte mésothoracique. L'augmentation du pourcentage étant due, dans ce cas, à l'absence de réponses d'orientation gauche;

— *supérieur* à celui obtenu par la double stimulation des articles, pour la patte métathoracique, et, dans ce cas, l'augmentation est très importante puisqu'elle varie entre 18 et 28 % environ. Ces résultats sont à rapprocher de l'augmentation d'intensité du nombre de réponses réalisées par l'excitation simultanée de deux articles d'une patte : cette stimulation produisant une facilitation de la conduction nerveuse.

RÉPONSES OBTENUES PAR L'EXCITATION SIMULTANÉE DE DEUX ARTICLES DIFFÉRENTS DE DEUX PATTES SITUÉES DU MÊME CÔTÉ DU CORP DE L'INSECTE.

— L'antagonisme entre deux articles de deux pattes se traduit :

1° Par une augmentation du pourcentage de réponses n'influençant que la patte prothoracique droite, pour les couples d'excitations formés entre *PA* et *PM*. On obtient des pourcentages de réponses droites, allant de 50 à 65 %, entre les différents articles de ces deux pattes.

2° Par une augmentation du pourcentage de réponses n'influençant que la patte prothoracique droite, pour les couples d'excitations formés entre *PA* et *PP*. L'antagonisme entre les articles les plus éloignés sur le gradient antéro-postérieur se traduit par une grande variabilité du pourcentage des réponses :

— sur les 9 séries de tests réalisées avec les articles de ces deux paires de pattes (*PA* et *PP*), nous avons enregistré : de 50 à 60 % de réponses n'intéressant que la patte prothoracique droite, pour 5 séries de tests sur les 9; de 20 à 35 % de réponses n'intéressant que la patte prothoracique droite pour 4 séries de tests.

Il n'a pas été possible d'attribuer, à l'un ou l'autre des articles des deux pattes expérimentées, la responsabilité de ces réponses. Au cours de nos expériences, les stimulations ont induit une réponse de la patte prothoracique droite seule ou entraîné une réponse de ces deux pattes.

Mais si l'on compare le pourcentage de réponses obtenues pour les couples d'articles avec ceux obtenus par l'excitation d'un seul article, il apparaît que les couples favorisent les réponses n'intéressant qu'une des pattes prothoraciques.

3° Par une augmentation du pourcentage de réponses n'influençant que la patte prothoracique droite, pour les couples d'excitation formés entre *PM* et *PP*. Dans ce cas également, la variabilité du pourcentage de réponses est grande, elle se situe entre 15 et 30 %.

Nous pouvons conclure de ces résultats que les couples d'excitations formées entre les pattes métathoraciques et mésothoraciques donnent un fort pourcentage de réponses intéressant les deux pattes prothoraciques. Ce pourcentage étant de l'ordre de 65 à 80 %.

Conclusions.

La double stimulation du côté *droit* des articles des trois paires de pattes induit une réponse de la patte prothoracique *droite*, dans environ 30 % des cas examinés; et des réponses intéressant les *deux pattes prothoraciques* dans : 70 % des cas pour les articles de *PA*; 65 % des cas pour les articles de *PM*; 62 % des cas pour les articles de *PP*.

La stimulation simultanée de deux articles d'une *même patte* augmente le pourcentage de réponses intéressant les *deux pattes prothoraciques*. Les pourcentages de cette catégorie de réponses devenant de : 70 % des cas pour les articles de *PA*; 70 % des cas pour les articles de *PM*; 85 % des cas pour les articles de *PP*.

L'antagonisme entre deux articles de deux pattes, excitées simultanément, donne des réponses plus complexes. On observe une diminution du pourcentage des réponses simultanées des pattes prothoraciques, dans les proportions suivantes :

— les couples $\frac{PA}{PM}$ et $\frac{PA}{PP}$ donnent entre 30 et 45 % de réponses des deux pattes prothoraciques;

— les couples $\frac{PP}{PM}$ donnent entre 65 et 80 % de réponses des deux pattes prothoraciques.

Il semble donc que la compétition entre deux niveaux du gradient latéral favorise la généralisation des réponses (mouvements caractéristiques de la patte prothoracique droite suivis d'un mouvement de la patte prothoracique gauche), tandis que la compétition entre deux niveaux du gradient antéro-postérieur freine la généralisation des réponses.

II. — STIMULATIONS CROISÉES

Ces expériences ont été réalisées avec des lots de 25 Nèpes isolées chacune dans un cristallisateur suivant le dispositif habituel.

Les excitations ont été pratiquées à l'aide d'une épingle à dissection pour les tests de double stimulation d'un article, et au moyen de deux épingles à dissection pour les tests réalisés sur deux articles de deux pattes.

Ces tests ont pour but d'étudier l'intensité, la nature et l'orientation des réponses obtenues par la double excitation de deux articles de deux pattes différentes et opposées.

Les séries d'excitations qui ont été réalisées sont les suivantes :

1° Double stimulation de chacun des articles des trois paires de pattes droites et gauches.

2° Stimulation simultanée des articles symétriques de chaque paire de pattes.

3° Stimulation croisée des différents articles des trois paires de pattes, d'après les couples suivantes :

$\frac{TPd}{TMg}$	$\frac{TPd}{TiMg}$	$\frac{TPd}{FMg}$	$\frac{TPd}{TAg}$	$\frac{TPd}{TiAg}$	$\frac{TPd}{FAg}$	$\frac{TMd}{TAg}$	$\frac{TMd}{TiAg}$	$\frac{TMd}{FAg}$
$\frac{TiPd}{TMg}$	$\frac{TiPd}{TiMg}$	$\frac{TiPd}{FMg}$	$\frac{TiPd}{TAg}$	$\frac{TiPd}{TiAg}$	$\frac{TiPd}{FAg}$	$\frac{TiMd}{TAg}$	$\frac{TiMd}{TiAg}$	$\frac{TiMd}{FAg}$
$\frac{FPd}{TMg}$	$\frac{FPd}{TiMg}$	$\frac{FPd}{FMg}$	$\frac{FPd}{TAg}$	$\frac{FPd}{TiAg}$	$\frac{FPd}{FAg}$	$\frac{FMd}{TAg}$	$\frac{FMd}{TiAg}$	$\frac{FMd}{FAg}$

Pour toutes ces catégories d'expériences, une centaine de tests a été effectuée, sur quatre lots de 25 Nèpes.

**1° Double stimulation de chaque article droit et gauche
des trois paires de pattes.**

Il n'existe aucune différence entre les résultats obtenus par la stimulation des trois articles des trois paires de pattes droites ou gauches.

L'intensité et la nature des réponses sont absolument comparables.

Ces résultats nous ont permis de limiter le nombre des essais pour la troisième catégorie de tests, portant sur les stimulations croisées. En effet, les résultats étant les mêmes pour une patte donnée, soit droite ou gauche, nous pouvons conclure qu'il n'y a pas de différence entre la double stimulation, par exemple, des pattes métathoracique droite et prothoracique gauche, et le couple inverse.

**2° Stimulation simultanée de deux articles symétriques
d'une paire de pattes.**

Nous avons procédé à une double stimulation portant sur deux articles symétriques d'une même paire de pattes.

Le tableau 29, rend compte :

- du pourcentage de réponses obtenues par la double stimulation;
- du pourcentage de réponses typiques du niveau excité;
- du pourcentage de réponses atypiques.

Les niveaux de stimulation ont été dichotomisés suivant les cotes précédemment utilisées.

- TAdg* : tarses prothoraciques droit et gauche.
TiAdg : tibias prothoraciques droit et gauche.
FAdg : fémurs prothoraciques droit et gauche.

TMdg : tarses mésothoraciques droit et gauche.
TiMdg : tibias mésothoraciques droit et gauche.
FMdg : fémurs mésothoraciques droit et gauche.

TPdg : tarses métathoraciques droit et gauche.
TiPdg : tibias métathoraciques droit et gauche.
FPdg : fémurs métathoraciques droit et gauche.

TABLEAU 29. — POURCENTAGE DE RÉPONSES OBTENUES
PAR L'EXCITATION SIMULTANÉE DE DEUX ARTICLES SYMÉTRIQUES
D'UNE PAIRE DE PATTES

ARTICLES	% DE RÉPONSES TOTALES	% DE RÉPONSES TYPIQUES	% DE RÉPONSES ATYPIQUES
<i>TAdg</i>	90	90	0
<i>TiAdg</i>	90	90	0
<i>FAdg</i>	90	90	0
<i>TMdg</i>	70	60	10
<i>TiMdg</i>	60	30	30
<i>FMdg</i>	80	60	20
<i>TPdg</i>	50	50	0
<i>TiPdg</i>	70	70	0
<i>FPdg</i>	60	40	20

D'après ce tableau, nous voyons que l'intensité des réponses (% de réponses totales) fournies par l'excitation simultanée de deux articles, droit et gauche, correspond à l'intensité des réponses obtenues par l'excitation d'un seul de ces articles; cette intensité étant caractéristique du niveau de la stimulation.

La nature des réponses montre que cette double excitation ne provoque que des doubles réponses des deux pattes prothoraciques. Toutefois, le pourcentage de réponses atypiques est supérieur, pour les pattes métathoracique et mésothoracique, à celui obtenu par l'excitation de chaque article isolément. C'est là un phénomène général, que la compétition entre deux articles, même s'il s'agit d'articles symétriques, augmente toujours le pourcentage de réponses atypiques.

La double excitation des articles symétriques de la patte prothoracique donne des réponses parfaitement typiques du niveau excité; les deux articles symétriques réagissant simultanément, sans qu'il soit apparu, au cours des expériences, aucun mouvement atypique.

3° Stimulation de deux articles de deux pattes opposées.

Ces tests ont mis en compétition les articles de chacune des pattes avec ceux des pattes opposées.

Les réponses enregistrées dans ces conditions expérimentales ont été les suivantes :

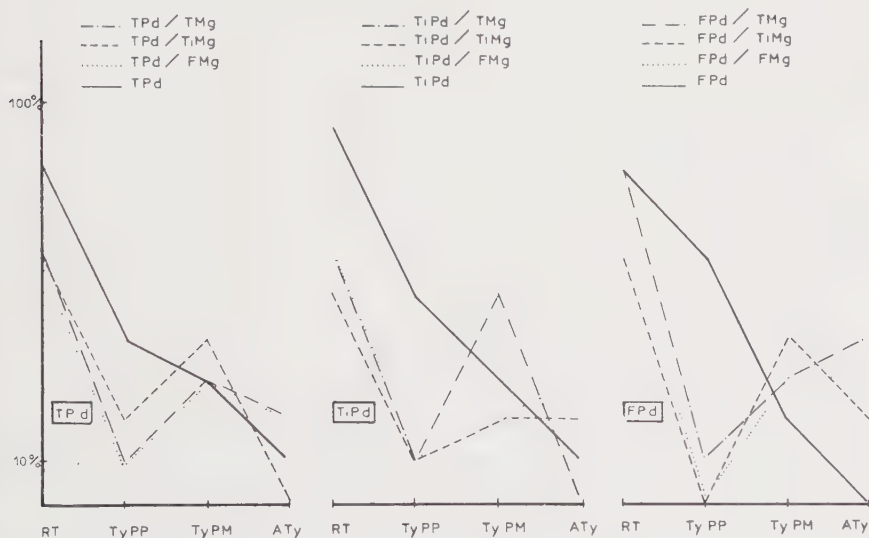
a) Articles de la patte métathoracique droite (PPd) excités simultanément avec ceux des pattes mésothoracique (PMg) et prothoracique (PAg) gauches. — La compétition entre la patte métathoracique

TABLEAU 30

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE PPd, AVEC CEUX DE LA PATTE PMg

Abscisses : nature des réponses; RT : nombre total de réponses; TyPP : réponses du type PPd; TyPM : réponses du type PMg; ATy : réponses atypiques.

Ordonnées : pourcentages de réponses obtenues.



droite (PPd) et les pattes mésothoracique (PMg) et prothoracique (PAg) gauches, a fourni des réponses qui sont consignées dans les tableaux 30 et 31.

Le tableau 30 indique les résultats obtenus avec chaque article de la patte PPd, mis en compétition avec ceux de la patte PMg, et comparés aux réponses obtenues par la double excitation de TPd, TiPd et FPd.

L'excitation croisée diminue l'intensité des réponses pour les trois articles de PPd.

La nature des réponses montre qu'il y a dominance des réponses de

type *PMg*, et que cette dominance est d'autant plus grande que l'article de la patte *PPd* est plus proximal.

Le tableau 31 rend compte de la compétition entre les articles de la patte *PPd* et ceux de la patte *PAg*, comparée avec la double excitation de chaque article de *PPd*.

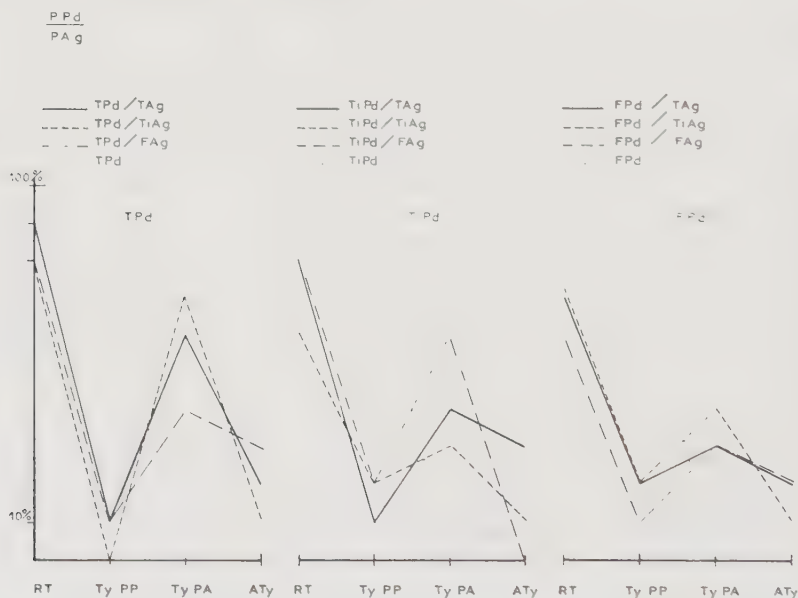
L'intensité des réponses provoquées par l'excitation croisée est légè-

TABLEAU 31

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE *PPd*,
AVEC CEUX DE LA PATTE *PAg*

Abscisses : nature des réponses; *RT* : nombre total de réponses; *TyPP* : réponses de type *PPd*; *TyPA* : réponses de type *PAg*; *Aty* : réponses atypiques.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



rement inférieure à celle obtenue par la double excitation d'un article.

La nature des réponses indique une prédominance nette des réponses de type *PAg*.

Enfin, soit en jumelant *PPd* avec *PMg* ou avec *PAg*, nous trouvons toujours une augmentation du pourcentage des réponses atypiques, par rapport à la double excitation des articles de *PPd*.

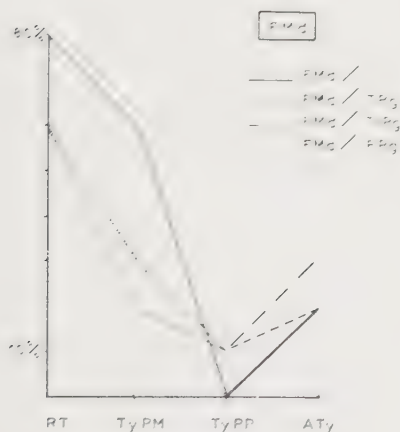
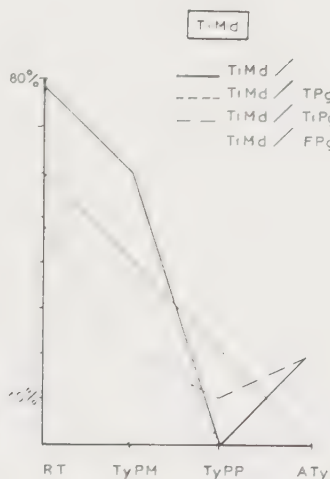
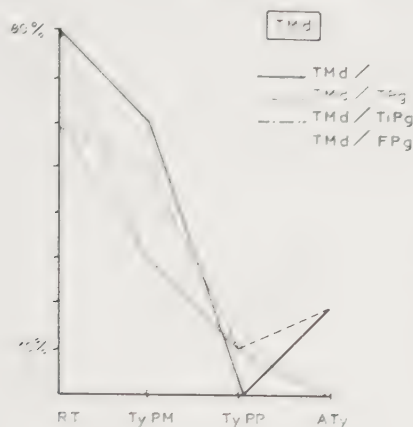
b) Double excitation croisée des articles de la patte mésothoracique droite (PMd) avec ceux des pattes métathoracique (PPg) et prothoracique (PAg) gauches. — Les tableaux 32 et 33, consignent les pourcentages de réponses obtenues par l'excitation croisée des articles de *PMd* avec ceux de *PPg* (tableau 32) et de *PAg* (tableau 33).

Ces deux séries de tableaux indiquent, là aussi, que l'intensité des

TABLEAU 32

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE *PMd*,
AVEC CEUX DE LA PATTE *PPg*.

Abscisses : nature des réponses; *RT* : nombre total de réponses obtenues; *TyPM* :
réponses du type *PMd*; *TyPP* : réponses du type *PPg*; *Aty* : réponses atypiques.
Ordonnées : pourcentages de réponses.



réponses est diminuée par l'excitation croisée entre *PMd* et *PPg*, tandis qu'elle augmente par le jumelage de *PMd* et *PAg*.

La nature des réponses montre que la patte *PPg* n'influence guère les mouvements obtenus, on note simplement une baisse du pourcentage de réponses typiques de *PMd*, due surtout à la baisse du pourcentage total de réponses et, dans certains cas, à une faible augmentation du pourcentage des réponses atypiques.

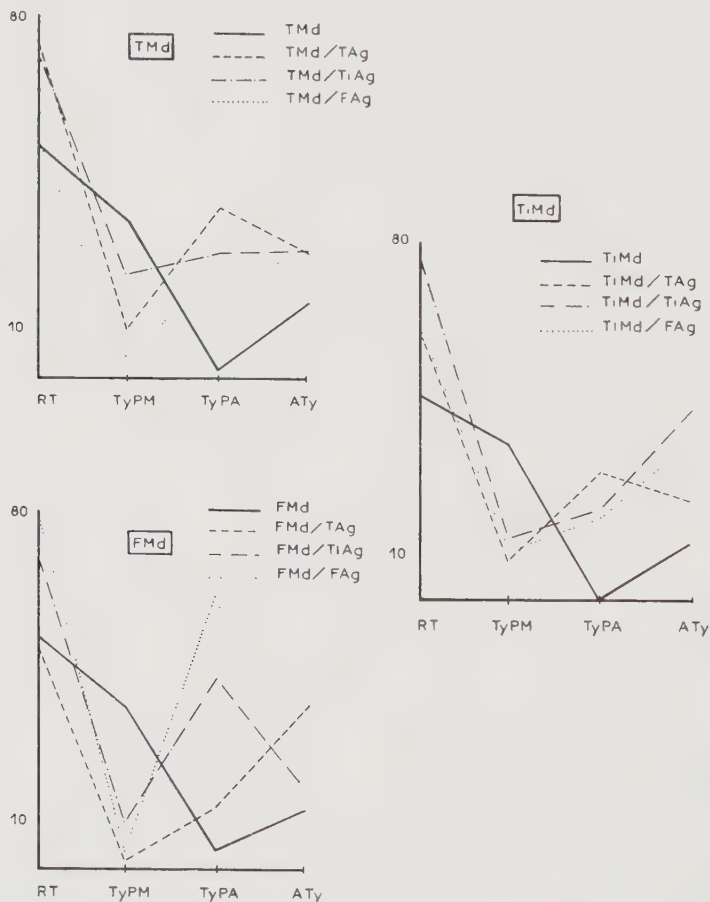
Par contre, l'influence de la patte prothoracique gauche sur les trois articles de *PMd* se traduit par une dominance des réponses de type *PA*, liée à une augmentation importante du pourcentage de réponses atypiques.

TABLEAU 33

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE *PMd*,
AVEC CEUX DE LA PATTE *PAg*

Abscisses : nature des réponses; *RT* : nombre total de réponses; *TyPM* : réponses du type *PMd*; *TyPA* : réponses du type *PAg*; *Aty* : réponses atypiques.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



c) Double excitation croisée des articles de la patte prothoracique droite (*PAd*) avec ceux des pattes métathoracique (*PPg*) et mésothoracique (*PMg*) gauches. — Nous avons consigné les résultats obtenus, dans les tableaux 34 et 35.

Ces tableaux montrent que le pourcentage de réponses totales obtenues, comparé à celui des seuls articles *PAd*, est toujours inférieur pour la compétition entre *PAd* et *PPg*, et reste inchangé pour la compétition *PAd* et *PMg*.

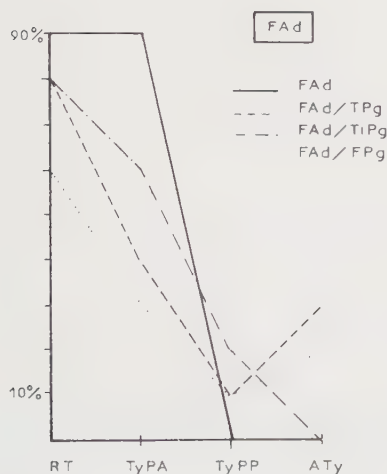
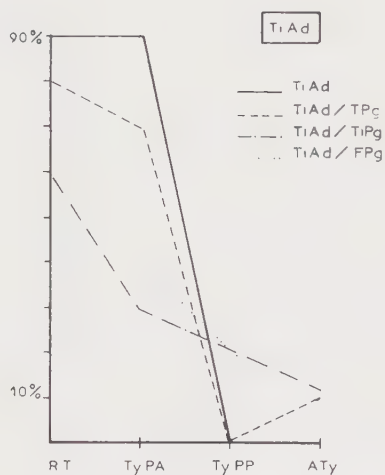
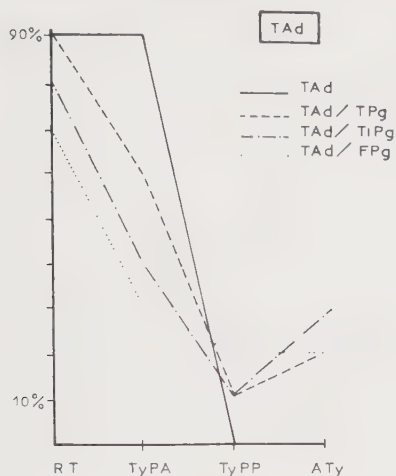
La nature des réponses obtenues indiquent que la compétition entre

TABLEAU 34

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE *PAd*,
AVEC CEUX DE LA PATTE *PPg*

Abscisses : nature des réponses; *RT* : nombre total de réponses; *TyPA* : réponses du type *PAd*; *TyPP* : réponses du type *PPg*; *ATy* : réponses atypiques.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



les articles de *PAd* et *PPg* donne toujours des réponses en majorité du type *PAd*, quel que soit l'article de *PAd* en compétition.

Un assez faible pourcentage de réponses du type *PPg* peut se produire; tandis qu'apparaît un grand nombre de réponses atypiques.

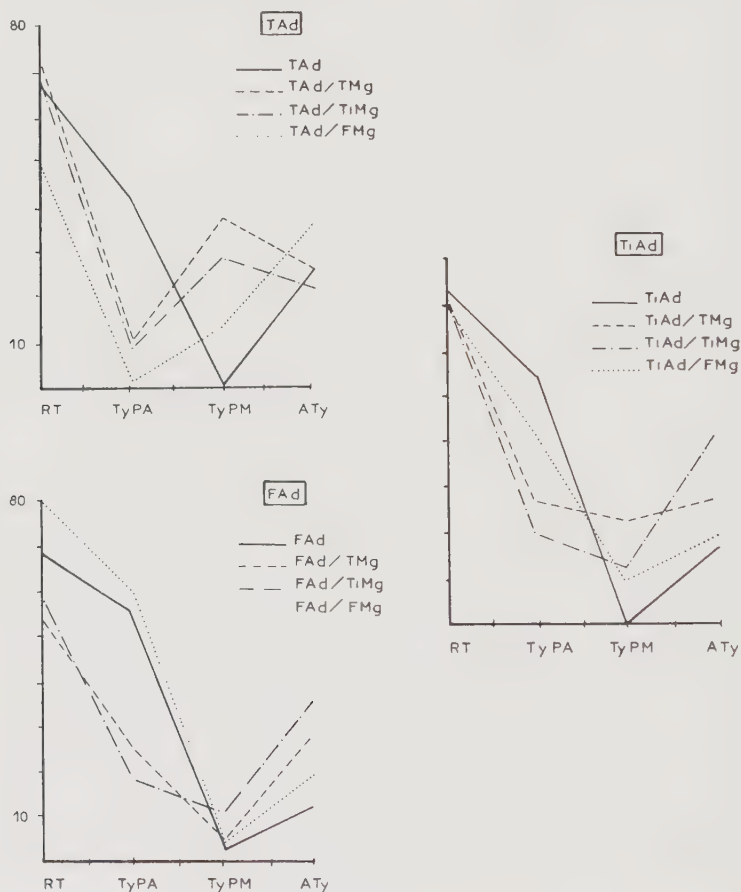
Autrement dit, la compétition entre les articles de *PAd* et ceux de *PPg* modifie l'intensité des réponses (par rapport à l'excitation des seuls articles de *PAd*) et leur nature. Les mouvements typiques pro-

TABLEAU 35

RÉPONSES OBTENUES PAR LA COMPÉTITION DES ARTICLES DE LA PATTE *PAd*,
AVEC CEUX DE LA PATTE *PMg*

Abscisses : nature des réponses; *RT* : nombre total de réponses; *TyPA* : réponses du type *PAd*; *TyPM* : réponses du type *PMg*; *ATy* : réponses atypiques.

Ordonnées : pourcentages de réponses.



voqués par la stimulation de *PAd* sont moins nombreux, au bénéfice de mouvements atypiques.

La compétition de *PAd* et *PMg*, n'influence pas le pourcentage de réponses totales qui demeure identique à celui obtenu par l'excitation des seuls articles de *PAd*. La nature des réponses obtenues subit une perturbation plus importante : les réponses de type *PAd* ne sont plus dominantes quand on stimule *TAd* avec les articles de *PMg* : des mouvements de type *PMg* apparaissent en plus grand nombre.

Les réponses de type *PAd* sont sensiblement égales à celles de type *PMg*, pour l'excitation du *TiAd* avec les articles de *PMg*.

Enfin, les réponses de type *PAd* sont dominantes pour la seule excitation de *FAd* et *FMg*.

Dans tous les cas, pour cette série de tests, le pourcentage de réponses atypiques est important.

La stimulation croisée montre que l'activité du gradient antéro-postérieur peut être perturbée par celle du gradient latéral, et ceci d'autant plus que le gradient latéral est plus antérieur.

Conclusions. — Les expériences de stimulations croisées précisent la compétition entre les différents articles des trois paires de pattes.

Le tableau 36 schématise l'ensemble des réponses obtenues avec les excitations croisées. Dans ce tableau, nous avons indiqué les variations de l'intensité des réponses obtenues avec les couples d'excitation, par

TABLEAU 36. — INFLUENCE DE L'EXCITATION CROISÉE, SUR L'INTENSITÉ ET LA NATURE DES RÉPONSES. RÉPONSES DES « COUPLES DE STIMULATIONS » COMPARÉES AVEC CELLES DONNÉES PAR LA PATTE INDICUÉE AU NUMÉRATEUR.

Légendes : — : diminution du nombre de réponses; = : nombre de réponses inchangé; + : augmentation du nombre de réponses.

COUPLES DE STIMULATIONS	INTENSITÉ	NATURE	RÉPONSES ATYPIQUES
<i>PP</i> <i>PM</i> <i>PP</i> <i>PA</i>	— = = =	<i>PM</i> <i>PA</i>	+ +
<i>PM</i> <i>PP</i> <i>PM</i> <i>PA</i>	— = + =	<i>PM</i> <i>PA</i>	= +
<i>PA</i> <i>PP</i> <i>PA</i> <i>PM</i>	— = = =	<i>PA</i> <i>PA</i>	+ +

rapport à l'intensité des réponses obtenues avec les articles des pattes indiquées au numérateur. Nous avons employé les conventions d'appréciations suivantes :

— : diminution du pourcentage des réponses; = : égalité du pourcentage des réponses; + : augmentation du pourcentage des réponses.

Nous avons mentionné également la patte dominant la nature des réponses enregistrées.

Enfin, nous avons indiqué les variations de l'intensité des réponses atypiques.

En général l'excitation croisée provoque une baisse du pourcentage des réponses totales enregistrées.

La nature des réponses est toujours influencée par l'article le plus antérieur du gradient antéro-postérieur. Mais il n'y a pas une dominance absolue, le pourcentage de réponses typiques de l'article le plus antérieur est toujours inférieur à celui obtenu par la double excitation de cet article seul.

Enfin, l'excitation croisée, provoque une nette augmentation du pourcentage des réponses atypiques, soit *R*, soit *S*, traduisant la perturbation causée dans la réponse par deux excitations induisant des réponses différentes.

4° Orientation des réponses obtenues par l'excitation croisée.

L'étude de l'orientation des réponses obtenues par l'excitation simultanée de deux articles de pattes opposées montre :

— que l'orientation de la réponse est induite par l'article de patte excité, le plus antérieur;

— que si l'excitation induit une double réponse, c'est toujours la patte prothoracique orientée comme l'article le plus antérieur qui donne le premier mouvement; la patte symétrique se déplace ensuite, et l'on enregistre un mouvement du même type que celui de la patte en activité. Autrement dit, quand un mouvement des deux pattes prothoraciques est induit, les deux pattes réagissent de la même façon, suivant la réponse typique de l'article le plus antérieur. Il arrive très rarement que les réponses des deux pattes prothoraciques soient indépendantes. C'est-à-dire que, parfois, l'une et l'autre patte répondent respectivement aux stimulations de chacun des articles opposés auxquels elles correspondent.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons vu que le comportement de capture de *Nepa rubra* est une chaîne de réflexes, chacun de ces réflexes étant la réponse à une excitation précise exercée sur l'un des articles des trois paires de pattes.

Afin d'étudier la conduction des réponses, nous avons pratiqué des stimulations sur les différents articles des pattes. Ces expériences ont montré que les gradients latéraux et antéro-postérieurs déterminent des réponses caractéristiques du niveau de l'excitation :

— *l'excitation de la patte métathoracique* : induit surtout un redressement des pattes *PA* avec orientation des réponses du côté de l'impact;

— *l'excitation de la patte mésothoracique* : induit le même redressement des pattes *PA*, sans provoquer de déplacement orienté pour l'excitation des articles les plus distals, tandis que l'excitation du fémur détermine un redressement des pattes *PA* suivi d'un déplacement vers l'arrière des fémurs prothoraciques;

— *l'excitation de la patte prothoracique* : provoque le mouvement de capture.

Les tests de stimulations doubles et de stimulations croisées ont fourni les observations suivantes :

1° Doubles stimulations. — Exercées sur un seul article, elles montrent que ce renforcement du stimulus n'augmente ni l'intensité (pourcentage de réponses obtenues avec une centaine de stimulations), ni la nature des réponses (posture des pattes prothoraciques, caractéristique du niveau morphologique de l'excitation);

— exercées sur deux articles de deux pattes : montrent une augmentation de l'intensité des réponses pour la double stimulation des couples *PP/PA* et *PM/PA*, par rapport à la seule excitation des pattes *PP* et *PM*, tandis que le pourcentage de réponses, recueillies par ces doubles stimulations, est inférieur au pourcentage de réponses données par la seule excitation de *PA*;

— l'orientation des réponses obtenues dans ces conditions expérimentales montre que la généralisation des réponses (obtention de réponses intéressant les deux pattes prothoraciques) se fait d'autant mieux qu'on renforce la stimulation le long du gradient latéral.

2° Stimulations croisées. — Exercées sur chaque article droit et gauche des trois paires de pattes, elles montrent qu'il n'y a aucune différence dans l'intensité et la nature des réponses selon l'orientation droite ou gauche du stimulus;

— exercées sur deux articles symétriques des trois paires de pattes : ne modifient pas l'intensité des réponses mais provoquent des réponses doubles intéressant les deux pattes prothoraciques;

— exercées sur deux articles de deux pattes : diminuent l'intensité des réponses;

— l'orientation des réponses se fait toujours du même côté que la stimulation exercée sur le niveau morphologique le plus antérieur.

Nous pouvons conclure de ces observations que, lorsque deux excitations ont lieu simultanément, c'est toujours la plus antérieure qui déclenche la réponse. Toutefois, la double stimulation crée un antagonisme qui se traduit par un accroissement du pourcentage de réponses atypiques. Ces réponses atypiques sont des activités en dehors du comportement de capture, qui se présentent comme des activités de diversion.

Ces expériences expliquent pourquoi les différents chaînons du comportement de capture ne sont pas obligatoires pour la réalisation de la capture. La stimulation des *PA* suffit pour déclencher *Cp*. Tout se passe comme si les chaînons du comportement de capture, antérieur à la capture proprement dite, n'aboutissaient qu'à mettre en contact les *PA* avec la proie. Il ne s'agit pas de réactions caténaïres comparables à celles décrites par LORENZ et TINBERGEN. Dans le schéma de LORENZ, une activité ne peut apparaître que si elle a été précédée par une autre,

dont la réalisation est nécessaire pour créer le stimulus déclencheur du réflexe suivant. Dans la succession de réflexes constituant le comportement de capture des Nèpes, nous ne voyons rien de comparable. Les réflexes produits par l'excitation des pattes métathoraciques et mésothoraciques ne sont pas obligatoires; mieux encore, ils ne peuvent à eux seuls conduire à la capture. Seules les stimulations exercées sur la patte prothoracique provoquent *Cp*. Les activités déclenchées par la stimulation de *PP* et *PM* facilitent le comportement de capture, en déclenchant *Pi*, encore que le redressement des pattes antérieures ne se produise pas obligatoirement; nous avons vu que le pourcentage de réponses enregistré par l'excitation de *PP* est relativement faible, de même que celui enregistré par la stimulation de *PM*. Cependant, la réponse perceptive à la stimulation des pattes *PP* et *PM* provoque d'abord *Pi*, puis simultanément des postures particulières des *PA*, aboutissant à une orientation de l'Insecte vers le point excité.

L'excitation de *PP* ou de *PM* provoque *Op*, *Dp* ou *Ar*, c'est-à-dire que l'animal réagit de façon particulière suivant le niveau morphologique de la stimulation, par des changements d'attitude (*Ar*), des mouvements d'orientation (*Op*) ou de locomotion (*Dp*). Ce sont ces réactivités différentielles (PIÉRON) que nous avons mises en compétition dans nos tests.

Une excitation déclenche un segment de comportement, mais un seul, pour que le segment suivant apparaisse, il est nécessaire qu'une nouvelle stimulation se produise. Quand deux stimulations sont exercées simultanément, la réponse perceptive est toujours celle induite par la stimulation la plus proche de la capture.

Le gradient antéro-postérieur traduit les degrés d'excitabilité les plus proches de la capture. C'est-à-dire qu'on provoquera d'autant mieux la capture que l'excitation s'exercera sur un article de patte plus antérieur.

Le gradient latéral traduit les seuils de perception d'un stimulus se manifestant par un segment de comportement. C'est-à-dire qu'on provoquera d'autant mieux la réponse caractéristique d'un certain niveau morphologique que l'article excité sera plus proximal.

Tout le comportement de capture de la Nèpe est réglé par le jeu de ces deux gradients. La compétition entre deux niveaux du gradient latéral augmente l'excitabilité de l'Insecte. La compétition entre deux niveaux du gradient antéro-postérieur diminue l'intensité des réponses typiques du comportement de capture, le potentiel d'action mis en jeu par ces stimulations déclenche soit une séquence du comportement de capture, soit une activité de diversion.

CHAPITRE VI

INFLUENCE DES FACTEURS INTERNES SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Après avoir mis en évidence que le comportement de capture de la Nèpe était déterminé par des stimuli *externes*, principalement de nature mécanique, déclenchés par la proie elle-même, nous avons recherché l'influence des facteurs *internes* sur le comportement de l'Insecte.

Nous avons considéré, tout d'abord, l'influence de la *croissance* sur le comportement de capture. Au cours de l'ontogenèse l'Insecte se comporte-t-il de même façon que l'imago vis-à-vis des proies ? Les mêmes stimulations sont-elles capables d'induire les mêmes réponses du premier stade larvaire à l'imago ?

Puis nous avons étudié deux cas particuliers de la vie de la Nèpe, l'un où la motivation de capture est très forte : lorsque l'Insecte est en état de jeûne ; l'autre lorsque cette activité est supplantée par une autre : pendant la période de reproduction.

Nous étudierons successivement ces trois facteurs internes : ontogénique, « jeûne », « reproduction ».

A. — INFLUENCE DE L'ONTOGENÈSE SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Nous avons expérimenté sur des groupes de 25 individus de chaque stade larvaire, en provenance d'élevage de *Nepa rubra rubra* entretenus au laboratoire. Ces Insectes supportent facilement la vie en aquarium ; nous entretenions des populations d'une trentaine de Nèpes dans des bacs à parois de verre, dont le fond était recouvert d'un mélange de sable de rivière et de vase, et jonché de rhizomes d'iris d'eau, de tiges de roseaux, de feuilles mortes. Diverses plantes aquatiques complétaient le biotope. Un faible volume d'eau était maintenu dans les aquariums, ne s'élevant jamais au-delà de 3 cm au-dessus du fond.

Les Nèpes étaient nourries deux fois par semaine avec des larves de Grillons.

Dans ces conditions, nous avons pu élever des Nèpes et obtenir le cycle complet du développement, depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à la ponte de l'imago.

Les œufs sont enfoncés par la femelle dans les racines ou les rhizomes des plantes aquatiques. Ces pontes étaient placées dans des cristallisoirs alimentés en eau de mare où nageaient quelques lentilles d'eau. Aussitôt après l'éclosion, les jeunes Nèpes étaient isolées dans des cristallisoirs de 9 cm de diamètre, à fond recouvert de sable de Fontainebleau et pourvu d'un volume d'eau s'élevant à un demi-centimètre au-dessus du sable.

Les larves étaient élevées dans ces cristallisoirs et nourries de larves de Grillons. Elles effectuaient leurs mues, dans ces conditions, sans aucune difficulté. Au fur et à mesure du développement, nous augmentions le volume d'eau dans le récipient.

Les expériences réalisées sur les cinq stades larvaires comprennent :

1° Etude de la capture des proies vivantes au cours de l'ontogenèse.

2° Stimulations mécaniques des trois paires de pattes des cinq stades larvaires.

3° Influence sur le comportement de capture du vieillissement des larves.

1° Etude de la capture des proies vivantes au cours de l'ontogenèse de Nepa rubra.

Dans ce paragraphe, nous rappellerons les résultats obtenus par la présentation de proies vivantes aux cinq stades larvaires de *Nepa rubra rubra*.

Nous avons étudié le comportement des larves de Nèpes mises en présence, rappelons-le, des trois catégories de proies vivantes :

— des Corixidæ, dont les tailles variaient de 2 mm, 4 mm, 5 mm, 5,5-6 mm, 8 mm;

— des larves de Chironome de 9,5-10 mm, 21 mm;

— des *Gerris* de 2 mm, 3 mm, 6 mm, 7 mm, 8 mm, 11 mm.

Le tableau 37 résume les résultats obtenus par la présentation de proies de taille et de mode de déplacement variables, aux cinq stades larvaires de *Nepa rubra rubra*.

Comme nous l'avions déjà signalé, il ne suffit pas qu'une proie provoque la prise d'intérêt pour que tout le schéma du comportement de capture soit induit. Après *Pi*, la taille des proies intervient, un rapport existe entre la taille du prédateur et celle de sa proie : plus une proie est grosse, moins elle déclenchera les phases *Op* et *Dp*. Cette loi étant d'autant mieux vérifiée qu'il s'agira d'un stade larvaire plus jeune.

Ce rapport s'inverse à partir du 5^e stade larvaire, dont le comportement, à l'égard des proies, s'identifie avec celui de l'imago : *plus la proie est petite moins elle est stimulante*.

La phase *Cp* est également sous la dépendance du rapport taille de la proie/taille du prédateur, mais à un degré beaucoup plus faible, les larves de Nèpes pouvant capturer des proies de taille supérieure à la leur.

Le comportement de capture vis-à-vis de proies du type larves de chironome confirme l'influence de la taille des proies sur le compor-

TABLEAU 37. — COMPORTEMENT DE CAPTURE
DES CINQ STADES LARVAIRES DE « NEPA RUBRA RUBRA »
VIS-A-VIS DE DIFFÉRENTES PROIES

Horizontalement : taille des proies.

Verticalement : stades larvaires et phases du comportement de capture : *Pi* : prise d'intérêt; *Op* : orientation; *Dp* : déplacement; *Cp* : capture.

Légende : 0 : pas de réponse.

tent. : 10 % environ de réponses.

rare : 25 à 30 % environ de réponses.

— : plus de 70 % de réponses.

PROIES	CORIXIDÆ					L. CHIRO- NOME		GERRIS					
Taille des proies en (mm)	2	4	5	5,5 6	8	9,5 10	21	2	3	6	7	8	11
NEPES													
1 ^{er} stade.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0	0	0
<i>Op</i>	—	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0
<i>Dp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cp</i>	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 ^e stade.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0	0	0
<i>Op</i>	—	—	—	—	0	—	0	—	0	0	0	0	0
<i>Dp</i>	—	0	0	0	0	rare	0	rare	0	0	0	0	0
<i>Cp</i>	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0	0	0
3 ^e stade.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Op</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
<i>Dp</i>	—	—	0	0	0	—	0	rare	0	0	0	0	0
<i>Cp</i>	—	—	—	—	0	—	—	0	0	tent.	tent.	tent.	tent.
4 ^e stade.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Op</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dp</i>	—	—	—	—	0	—	rare	rare	—	—	—	0	0
<i>Cp</i>	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	tent.	tent.
5 ^e stade.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Op</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dp</i>	0	—	—	—	—	—	rare	rare	0	0	—	0	0
<i>Cp</i>	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	tent.	tent.
Imago.													
<i>Pi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Op</i>	0	0	—	—	—	—	—	0	0	—	—	—	—
<i>Dp</i>	0	0	—	—	—	rare	0	rare	0	—	—	0	0
<i>Cp</i>	—	—	—	—	—	—	—	tent.	tent.	—	—	—	—

tement de capture, et indique aussi qu'un mode de déplacement du type de celui des Chironomes, moins rapide que celui des Corixidæ, peut favoriser la capture.

Avec les proies de type *Gerris*, en plus du facteur taille intervient

le facteur comportement de la proie. Les proies de cette catégorie sont beaucoup moins stimulantes : elles sont les seules à ne pas provoquer *Pi* à tous les stades larvaires, dans toutes les conditions et pour toutes les tailles de proies.

La phase *Op* peut être induite par les *Gerris*, mais toujours dans des conditions très limitées.

De plus, ces proies n'induisent *Dp* qu'à un stade larvaire de Nèpe avancé : le quatrième. Tandis que pour toutes les autres catégories de proies *Dp* est stimulé dans tous les cas dès le 3^e stade.

Le tableau 38 résume les résultats obtenus, en mettant en évidence le rapport entre la taille des proies et le comportement des larves, pour deux catégories de proies.

Il apparaît sur ce tableau :

- que l'orientation vers la proie est en rapport direct avec la taille de celle-ci, quel que soit le mode de déplacement de la proie;
- que *Dp* est encore plus sensible à la taille des proies;
- et qu'à partir du 5^e stade larvaire, la possibilité de déclenchement de cette phase est limitée à une catégorie de proies assez restreinte, surtout pour celles de type *Gerris*.

Conclusions. — L'ensemble de ces observations montre que le comportement de capture complet est réalisé dès le 2^e stade larvaire. La sensibilité des phases *Op* et *Dp* à la taille des proies proposées n'empêche pas la capture proprement dite. Nous avons vu en effet qu'il en va de même pour l'imago, la capture pouvant suivre immédiatement la prise d'intérêt, si la proie vient à stimuler les pattes prothoraciques.

L'étude au moyen de leurres de la sensibilité relative des trois paires de pattes nous a permis de préciser le rôle des gradients antéro-postérieur et latéral, au cours de l'ontogénèse.

2^e Stimulation mécanique des trois paires de pattes des cinq stades larvaires.

Nous avons procédé, sur les cinq stades larvaires de *Nepa rubra*, à des stimulations mécaniques exercées sur les différents articles des trois paires de pattes. Ces tests avaient pour but de vérifier le degré d'excitabilité de chaque stade larvaire et d'étudier la nature des réponses données à chaque catégorie d'excitation.

Nous avons employé avec les larves les mêmes méthodes que celles utilisées avec l'imago.

Des lots de 25 individus de chaque stade larvaire ont été constitués. Chaque larve isolée dans un cristalliseur, suivant la technique habituelle, était soumise à des stimulations mécaniques exercées sur les articles des trois paires de pattes.

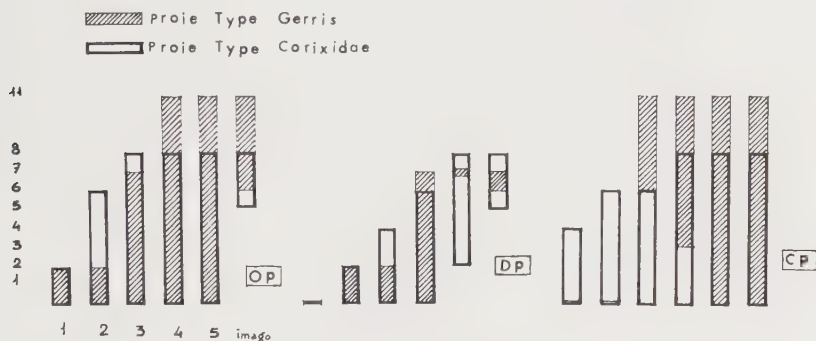
Les excitations ont été réalisées à l'aide d'une aiguille à dissection du type « minutie » pour les deux premiers stades larvaires, les autres stades ont été stimulés avec des aiguilles à dissection n° 2 (Boubée).

TABLEAU 38. — RAPPORT ENTRE LA TAILLE DES PROIES
ET LE COMPORTEMENT DE CAPTURE DES LARVES DE « NEPA RUBRA RUBRA »

Abscisses : stades larvaires.

Ordonnées : taille des proies exprimée en mm.

Op : phase d'orientation; *Dp* : phase de déplacement; *Cp* : phase de capture.



Les tests ont été effectués quotidiennement depuis l'éclosion jusqu'à la mue imaginale.

Nous exposerons successivement : la réponse des cinq stades larvaires aux excitations mécaniques; puis l'intensité des réponses recueillies pour chaque stade larvaire.

a) Réponses des cinq stades larvaires aux excitations mécaniques.

— Les réponses enregistrées pour les trois paires de pattes de *Nepa rubra rubra*, aux différents stades larvaires, correspondent à celles données par l'imago. La stimulation des pattes prothoraciques provoque la prise d'intérêt et la capture proprement dite. L'excitation des pattes mésothoraciques et métathoraciques déclenche le mouvement du fémur prothoracique du type *Ar*. Enfin, pour toutes les pattes, des mouvements *R* et *S* ont été induits.

b) Intensité des réponses pour chaque stade larvaire. — L'intensité des réponses recueillies pour chaque paire de pattes présente des variations intéressantes au cours de l'ontogenèse.

En général, l'excitabilité des cinq stades larvaires est plus grande que celle de l'imago. Pour un stade larvaire donné, le pourcentage de réponses enregistrées est supérieur à celui obtenu avec l'imago. Ces résultats sont dus, pour l'imago, à l'existence d'une sensibilité décroissante des trois paires de pattes, allant de la patte prothoracique à la patte métathoracique.

En effet, nous l'avons vu, il existe chez l'imgo un gradient antéro-postérieur tel, que le pourcentage de réponses obtenues par la stimulation mécanique des articles des trois paires de pattes va en croissant, des pattes métathoraciques aux pattes prothoraciques. Autrement dit, l'excitabilité de la patte métathoracique (*PP*) est inférieure à celle de

la patte mésothoracique (*PM*), elle-même moins importante que celle de la patte prothoracique (*PA*). La formule d'excitabilité des trois paires de pattes de l'imago est donc :

$$PP < PM < PA.$$

L'examen du pourcentage de réponses obtenues par l'excitation des trois paires de pattes chez les larves, montre que cette formule varie suivant le stade larvaire, et qu'au cours de l'ontogenèse il y a un *renversement du gradient antéro-postérieur*.

Le tableau 39 indique les pourcentages de réponses obtenues avec chacune des pattes, à tous les stades larvaires, et la formule correspondante.

TABLEAU 39. — VARIATION DE L'EXCITABILITÉ
DES TROIS PAIRES DE PATTES DE « NEPA RUBRA », AU COURS DE L'ONTOGENÈSE

STADES LARVAIRES	% DE RÉPONSES TOTALES OBTENUES			FORMULE D'EXCITABILITÉ
	<i>PP</i>	<i>PM</i>	<i>PA</i>	
1 ^{er} stade	84,2	79,1	77	$PP > PM > PA$
2 ^e stade	85	88,6	79,1	$PP \geq PM > PA$
3 ^e stade	88,5	93	88,5	$PP < PM > PA$
4 ^e stade	80,3	92,1	90,1	$PP < PM \geq PA$
5 ^e stade	72,6	90,4	91	$PP < PM = PA$

De même, l'établissement du gradient latéral n'apparaît que tardivement. L'évolution de la sensibilité des articles des trois paires de pattes varie différemment selon la patte considérée.

Pour les pattes métathoraciques et mésothoraciques, statistiquement la réponse aux excitations mécaniques est comparable. Aucune différence entre les trois articles de ces deux paires de pattes du 1^{er} au 4^e stade larvaire compris. C'est seulement à partir du 5^e stade larvaire que le gradient latéral apparaît et que les tarsi et les tibias sont moins excitable que les fémurs.

Il en va différemment pour la patte prothoracique, dont la sensibilité relative des trois articles varie régulièrement au cours de l'ontogenèse. Du 1^{er} au 5^e stade larvaire, l'excitabilité du tarse prothoracique (*TA*) diminue, tandis qu'augmente régulièrement le pourcentage de réponses du fémur prothoracique (*FA*); le tibia prothoracique (*TiA*) suit la même courbe croissante d'excitabilité que le fémur. Les tableaux 40 et 41 rendent compte des variations enregistrées avec ces deux articles.

L'évolution du pourcentage de réponses atypiques *R* et *S* (1), au cours de l'ontogenèse montre :

— que le pourcentage d'apparition de réponses du type *R* aux exci-

(1) Nous rappelons que les réponses atypiques *R* et *S*, correspondent : *R* : au retrait des pattes prothoraciques; *S* : à l'agitation des tarsi prothoraciques.

TABLEAU 40

VARIATIONS DES RÉPONSES DE TYPE *Pi*
AU COURS DE L'ONTOGÉNÈSE SUR LA
PATTE PROTHORACIQUE.

Ordonnées : % de réponses obtenues.

Abscisses : articles prothoraciques
excités; TA : tarse; TiA : tibia;
FA : fémur.

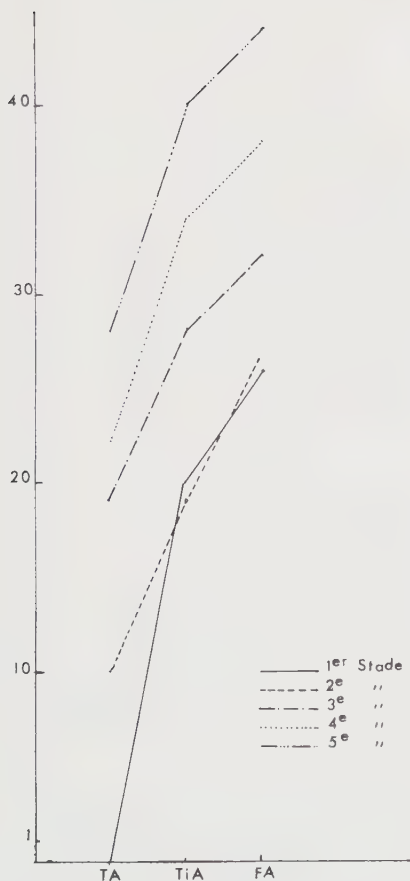
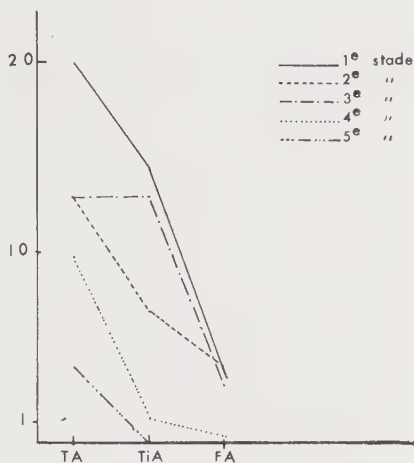


TABLEAU 41

VARIATION DU POURCENTAGE
DE CAPTURE AU COURS DE
L'ONTOGÉNÈSE SUR LA PATTE
PROTHORACIQUE.

Ordonnées : % de réponses obtenues.

Abscisses : articles prothoraciques excités; TA : tarse; TiA : tibia; FA : fémur.

tations est identique quel que soit le stade larvaire ou l'article de patte excité;

— que le pourcentage d'apparition de réponses du type *S* aux excitations est identique quel que soit le stade larvaire, mais qu'il est toujours inférieur au niveau des pattes prothoraciques, par rapport à sa valeur pour les pattes mésothoraciques et métathoraciques.

Nous avons indiqué que le pourcentage de réponses obtenues avec des excitations mécaniques aux différents stades larvaires, était supérieur à celui donné par l'imago pour les mêmes excitations.

Cela serait dû, à notre avis, à une plus grande excitabilité chez les larves des premiers stades larvaires. La mise en place progressive d'un gradient antéro-postérieur diminue le degré d'excitabilité des pattes mésothoraciques et métathoraciques.

Simultanément à la mise en place du gradient antéro-postérieur, la mise en place du gradient latéral aboutit à un perfectionnement plus grand de la capture. En effet, le tableau 41 montre que, même si l'excitabilité et le pourcentage de réponses sont plus importants aux premiers stades larvaires, ils n'aboutissent pas à un plus grand pourcentage de capture. La réalisation de la capture est bien sous la dépendance des gradients antéro-postérieur et latéral.

L'examen du tableau des captures de proies vivantes aux différents stades larvaires indique également que, si l'excitabilité (prise de la posture *Pi*) est équivalente à tous les stades larvaires, les phases suivantes du comportement de capture ne sont pas forcément induites et qu'elles ne le sont que progressivement suivant une courbe parallèle à celle du fonctionnement du gradient antéro-postérieur.

L'absence de la phase *Dp*, constatée au 1^{er} stade larvaire, et le faible pourcentage de captures réussies nous semblent traduire le manque de coordination des excitations recueillies. Les tests à l'aide de leurres mettant bien en évidence que, si les différents mouvements de la capture sont réalisables à tous les stades larvaires, l'enchaînement nécessaire à la capture proprement dite manque.

3° Influence sur le comportement de capture du vieillissement des larves.

A partir d'un lot d'une cinquantaine de Nèpes du premier stade larvaire, obtenues dans nos élevages, nous avons suivi le cycle complet du développement larvaire de *Nepa rubra rubra*; quoique élevées dans les mêmes conditions de température, d'éclairage et de régime alimentaire, la durée de chacun des cinq stades larvaires de la Nèpe varie beaucoup d'un individu à l'autre.

La durée minimum d'un stade larvaire est de 5 à 6 jours; sa durée maximum oscille entre 27 et 43 jours. D'ailleurs, dans la nature, un certain pourcentage de Nèpes hibernent aux 4^e et 5^e stades larvaires, achevant au printemps suivant leur développement.

Entre ces limites extrêmes de durée d'un stade larvaire, il existe, pour un lot d'individus donné, un nombre de jours moyen, au bout duquel les mues s'effectuent massivement. Pour chaque stade larvaire, nous avons relevé les durées suivantes :

1^{er} stade : minimum : 6 jours; maximum : 27 jours;
mues, en moyenne du 12^e au 13^e jour.

2^e stade : minimum : 5 jours; maximum : 30 jours;
mues, en moyenne : 12^e, 13^e, 14^e jour.

3^e stade : minimum : 5 jours; maximum : 43 jours;
mues, en moyenne : 25^e, 27^e jour.

4^e stade : minimum : 5 jours; maximum : 36 jours;
mues, en moyenne : 23^e, 26^e jour.

5^e stade : minimum : 5 jours; maximum : 40 jours;
mues, en moyenne : 25^e, 30^e jour.

Les deux premiers stades larvaires sont plus courts que les trois suivants, la mue s'effectuant aux environs du 12^e jour des premier et deuxième stades larvaires, et aux environs du 23^e jour pour les autres.

Ces données, recueillies dans les conditions de nos élevages, nous ont permis d'étudier la variation de l'intensité de la capture au cours de chaque stade larvaire.

Pendant toute la durée d'un stade larvaire, les Nèpes ont été soumises à des tests de capture; mises à part les variations individuelles, aucune différence n'est apparue dans le comportement, quelle que soit la durée du stade larvaire considéré. Il semble bien que le vieillissement des larves au cours d'un stade larvaire n'influence pas le comportement de capture.

Au cours de nos expériences, nous avons assisté plusieurs fois à des mues. Nous rappelons qu'une durée de 15 minutes sépare toujours nos tests l'un de l'autre. Lorsqu'une mue s'amorçait pendant ce laps de temps, nous attendions que l'Insecte soit sorti de son exuvie et que sa cuticule soit durcie pour reprendre les tests. Nous avons pu ainsi constater qu'il n'existait aucun hiatus entre le moment où la mue va se produire et celui où la mue est terminée. Les exemples suivants indiquent la série de réponses obtenues pendant des expériences au cours desquelles des mues se sont produites :

Activité 1 heure avant la mue.				MUE	Activité 1 heure après la mue.			
Ard	Ar	Sd	Ar	3 ^e -4 ^e	Ard	Ard	Ar	Ard
Ar	Rd	Ar	Ar	3 ^e -4 ^e	Ar	Ar	Ard	O
Sd	Sd	Rd	Rd	1 ^{er} -2 ^e	Ar	Ar	R	S
S	Ard	O	Ar	1 ^{er} -2 ^e	Ar/Op	Ard	Ar	Ard
S/Op	O	Ard	Rd	1 ^{er} -2 ^e	R/Op	Op	R	Cp

Nous rappelons que la dichotomie des mouvements observés est la suivante :

- O* : pas de réponse.
- R* : rétraction des pattes prothoraciques.
- Rd* : rétraction de la patte prothoracique droite.
- S* : agitation des tarses prothoraciques.
- Sd* : agitation du tarse prothoracique droit.
- Ar* : rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques.
- Ard* : rejet vers l'arrière du fémur prothoracique droit.
- Op* : orientation de l'Insecte.
- Cp* : capture.

Les exemples de réponses, avant et après la mue, que nous donnons, correspondent à la stimulation des pattes mésothoraciques. Aussitôt la mue effectuée, nous laissons l'Insecte en repos pendant une demi-heure.

Conclusions.

Les expériences réalisées sur les cinq stades larvaires de *Nepa rubra rubra*, comparées aux mêmes tests effectués sur l'imago, ont montré qu'il n'existe pas un comportement propre aux stades larvaires.

La capture des proies vivantes montre que toutes les phases du comportement de capture peuvent être réalisées par les larves. Seule la phase *Dp* n'a pu être induite au premier stade larvaire.

Toutefois, l'étude de la sensibilité relative des trois paires de pattes au cours de l'ontogenèse a mis en évidence un *gradient ontogénique*. Le pourcentage de captures réussies va en croissant du 1^{er} au 5^e stade larvaire. Ce gradient ontogénique est lié à la mise en place du gradient antéro-postérieur qui, en diminuant l'excitabilité générale des larves, augmente la précision des mouvements aboutissant à la capture.

L'instauration du gradient latéral, surtout en ce qui concerne la patte prédatrice, c'est-à-dire la patte prothoracique, conduit à une spécialisation des trois articles des pattes et à une sensibilité beaucoup plus grande, donnant un meilleur pourcentage de capture.

B. — INFLUENCE DU JEÛNE SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Nous avons étudié l'influence du jeûne sur le comportement de capture avec deux séries de 25 Nèpes chacune, isolées dans des cristallisoirs numérotés et disposés selon la technique habituelle. Le rôle du jeûne sur la capture était mesuré par les réponses des Nèpes à des excitations mécaniques.

La première série a commencé le 9 décembre 1958 et a duré 38 jours.

La deuxième a été mise en route le 7 janvier 1959 et a duré 39 jours.

Les Nèpes avaient été nourries la veille de l'expérience.

Chaque jour, nous avons soumis les Insectes à des excitations mécaniques provoquées par une aiguille montée tenue entre les doigts, les points d'impact étant situés au milieu de chacun des articles des trois paires de pattes. Nous avons enregistré les réponses et comparé les résultats obtenus, au fur et à mesure que la période de jeûne augmentait.

Les Nèpes ont très bien supporté le jeûne imposé par ces tests. Nous n'avons enregistré qu'une très faible mortalité :

2 individus pour la première série, 4 individus pour la deuxième série.

Une étude spéciale du comportement des Nèpes qui sont mortes au cours de l'expérience a montré qu'en général elles ont manifesté une activité normale pendant les 5 ou 6 jours précédant leur mort, deux seulement ont eu une activité de moins en moins grande pendant la même période.

Nous donnons, à titre d'exemple, le nombre de réponses enregistrées avec les Nèpes qui sont mortes :

Série I, du 9 décembre 1958.

Nèpe n° 18 : morte au 16^e jour de l'expérience;

au 11^e jour : 5 réponses enregistrées pour 9 excitations.

12^e jour : 3 réponses enregistrées pour 9 excitations.

14^e jour : 1 réponse enregistrée pour 9 excitations.

16^e jour : trouvée morte le matin.

Nèpe n° 10 : morte au 37^e jour de l'expérience;

au 32^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

33^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

35^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

37^e jour : trouvée morte au matin.

Série II, du 7 janvier 1959.

Nèpe n° 7 : morte au 25^e jour de l'expérience;

au 21^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

22^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

23^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

25^e jour : trouvée morte au matin.

Nèpe n° 16 : morte au 32^e jour de l'expérience;

au 27^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

28^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

29^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

32^e jour : trouvée morte au matin.

Nèpe n° 21 : morte au 39^e jour de l'expérience;

au 35^e jour : 9 réponses enregistrées pour 9 excitations.

36^e jour : 4 réponses enregistrées pour 9 excitations.

37^e jour : 1 réponse enregistrée pour 9 excitations.

39^e jour : trouvée morte au matin.

Dans cette série, la quatrième Nèpe est morte au cours de l'expérience. Six tests avaient déjà été effectués sur les pattes métathoraciques et mésothoraciques de cette Nèpe, qui ont donné les réponses suivantes :

Nèpe n° 20 : morte au 25^e jour, réponses recueillies aux excitations précédant sa mort,

Ar - Dp - O - Ard - Ard - Cp (1).

L'activité de cette Nèpe n° 20 les jours précédant sa mort était :

au 21^e jour : 8 réponses enregistrées sur 9 excitations.

22^e jour : 9 réponses enregistrées sur 9 excitations.

23^e jour : 9 réponses enregistrées sur 9 excitations.

25^e jour : morte en cours d'expérience.

La faible mortalité enregistrée au cours de ces expériences fait apparaître que le jeûne prolongé auquel nous avons soumis les Insectes ne les a pas traumatisés au point d'entraîner leur mort. De plus les tests enregistrés sur les Nèpes mortes en cours d'expérience, montrent que leur comportement reste normal jusqu'à la fin de leur vie.

Dans ces conditions, il semble donc qu'on puisse attribuer au seul paramètre « jeûne » les résultats obtenus au cours de ces essais.

Nous examinerons successivement l'excitabilité et la nature des réponses obtenues par la stimulation quotidienne d'Insectes soumis à un jeûne prolongé.

1° Excitabilité des Nèpes au cours d'une longue période de jeûne.

Comme on pouvait le supposer, le maintien des Nèpes en état de jeûne augmente sensiblement l'excitabilité de ces Insectes.

L'examen des réponses aux excitations mécaniques, relevées quotidiennement, indique, pour les deux séries d'expériences, un temps relativement long (de 10 à 15 jours), pendant lequel le jeûne est sans effet sur l'excitabilité.

Après cette période, on observe une augmentation régulière du pourcentage des réponses, traduisant une excitabilité croissante.

Nous présentons, sous forme de tableaux de chiffres, les pourcentages de réponses obtenus avec les différents articles des trois paires de pattes, au cours des deux séries d'expériences (tableaux 42 et 43).

Les pourcentages donnés dans ces tableaux n'ont aucune valeur absolue, ils traduisent uniquement l'augmentation continue de l'excitabilité. A partir du 15^e jour pour la première série et du 11^e jour pour la deuxième série, les jours figurant sur les tableaux ont été choisis arbitrairement, et ne traduisent pas des périodes à partir desquelles une augmentation de l'excitabilité s'observe.

(1) Nous rappelons la dichotomie des réponses : *Ar* : rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques ; *Ard* : rejet vers l'arrière du fémur prothoracique droit ; *Dp* : déplacement de l'Insecte ; *Cp* : capture ; *O* : pas de réponse.

TABLEAU 42. — AUGMENTATION DU POURCENTAGE DE RÉPONSES OBTENUES PAR DES EXCITATIONS MÉCANIQUES, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE

Série I du 9 décembre 1958.

NOMBRE DE JOURS DE JEÛNE ...	1 jour	15 jours	24 jours	35 jours	38 jours
Articles excités :	%	%	%	%	%
TA	84	92	92	92	88
TiA	88	100	100	96	96
FA	92	96	100	100	100
TM	64	72	80	88	84
TiM	64	80	92	88	88
FM	78	84	92	96	92
TP	40	64	72	80	88
TiP	44	60	76	76	88
FP	68	72	72	84	88

TABLEAU 43. — AUGMENTATION DU POURCENTAGE DE RÉPONSES OBTENUES PAR DES EXCITATIONS MÉCANIQUES, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE

Série II du 7 janvier 1959.

NOMBRE DE JOURS DE JEÛNE ...	1 jour	11 jours	21 jours	32 jours	39 jours
Articles excités :	%	%	%	%	%
TA	82	88	96	96	92
TiA	80	92	100	100	100
FA	88	88	100	100	100
TM	60	80	88	88	96
TiM	64	92	88	92	96
FM	84	96	96	92	100
TP	52	80	76	92	92
TiP	60	88	84	96	96
FP	64	88	96	100	100

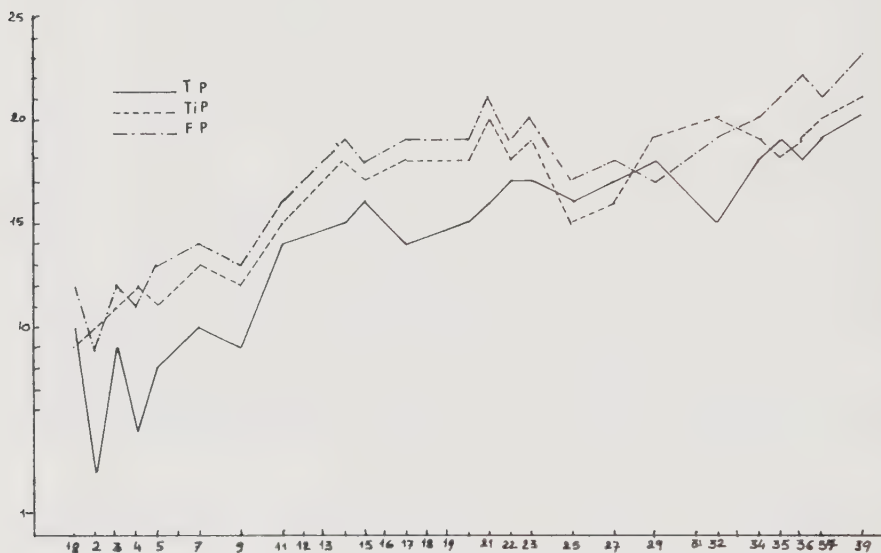
Ces tableaux 42 et 43 montrent qu'après un temps de latence qui a été de 15 jours pour la première série et de 11 jours pour la seconde, on observe une augmentation continue du pourcentage de réponses enregistrées.

Pendant le temps de latence, la courbe des réponses journalières se présente en dents de scie, les écarts d'un jour à l'autre pouvant être assez importants. Ces variations journalières ne sont pas significatives d'une modification du comportement. Nous avons considéré comme significative toute apparition d'augmentation du pourcentage des réponses se retrouvant les jours suivants. C'est ce qui est apparu dans un cas après le 15^e jour, dans l'autre après le 11^e jour de l'expérience.

TABLEAU 44. — AUGMENTATION DU NOMBRE DE RÉPONSES DU TYPE *Ar*, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE. RÉPONSES DE LA PATTE MÉTATHORACIQUE AUX EXCITATIONS DU *TP* : tarse; *TiP* : tibia; *FP* : fémur.

Abscisses : nombre de jours de jeûne.

Ordonnées : nombre de réponses obtenues pour 25 excitations.



2° Nature des réponses obtenues au cours d'une longue période de jeûne.

Il s'agissait de savoir si l'augmentation de l'excitabilité, provoquée par le jeûne, se traduisait par des réponses atypiques (*R* ou *S*) (1) nombreuses ou, au contraire, par une précision plus grande des réponses typiques.

Nous indiquerons successivement : l'évolution des réponses atypiques *R* et *S*, puis celle des réponses typiques de chacune des trois paires de pattes.

RÉPONSES ATYPIQUES *R* ET *S*. — Au cours des deux séries d'expériences, tant pour les réponses de type *R* que pour celles de type *S*, aucune variation des pourcentages enregistrés n'a eu lieu. Du premier au dernier jour de l'expérience, les pourcentages se sont maintenus constants.

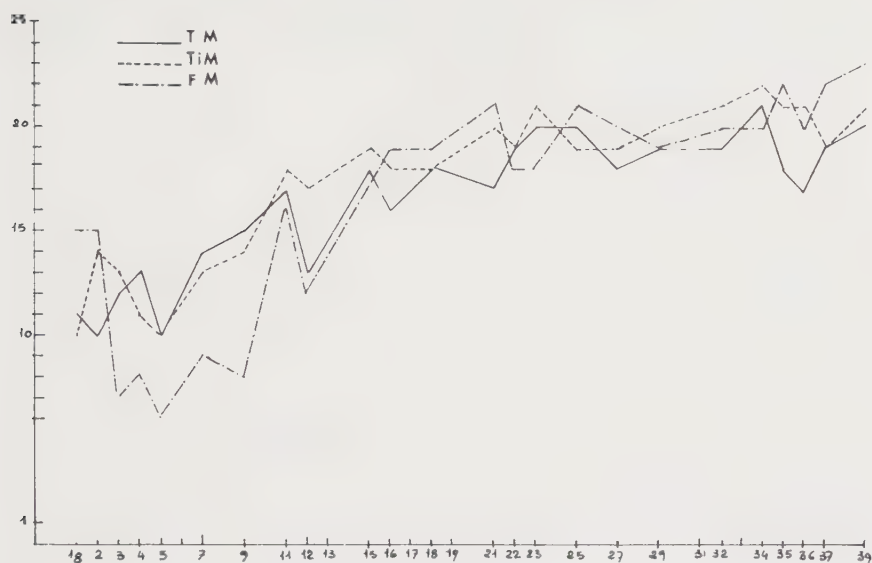
RÉPONSES TYPIQUES *Ar*. — Le rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques (*Ar*) est la réponse typique à l'excitation des articles des pattes métathoraciques et mésothoraciques.

(1) Nous rappelons que les réponses atypiques correspondent aux mouvements : *R* : retrait des pattes prothoraciques; *S* : agitation des tarses prothoraciques.

TABLEAU 45. — AUGMENTATION DU NOMBRE DE RÉPONSES DU TYPE *Ar*, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE. RÉPONSES DE LA PATTE MÉSOthORACIQUE AUX EXCITATIONS DU *TM* : tarse; *TiM* : tibia; *FM* : fémur.

Abcisses : nombre de jours de jeûne.

Ordonnées : nombre de réponses obtenues pour 25 excitations.



Ce mouvement est particulièrement sensible à l'influence du jeûne. A cet égard, les tableaux 44 et 45, représentant l'augmentation du nombre de réponses *Ar* obtenue au cours de la période de jeûne pendant la deuxième série d'expérience, est particulièrement typique.

TABLEAU 46. — RÉPONSES DU TYPE *Pi*, DU TARSE PROTHORACIQUE, AUX EXCITATIONS MÉCANIQUES, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE

NOMBRE DE JOURS DE JEÛNE	1	5	10	15	20	25	30	35	38
POURCENTAGE DE RÉPONSES DE TYPE <i>Pi</i>	24	24	24	56	56	48	56	58	68

RÉPONSES DE TYPE *Pi*. — L'excitation du tarse prothoracique provoque le redressement des pattes prothoraciques (*Pi*). L'excitabilité du tarse prothoracique va en croissant au fur et à mesure que le jeûne se prolonge. Nous avons enregistré dans la première série d'expériences, par exemple, les pourcentages suivants de réponses (tableau 46).

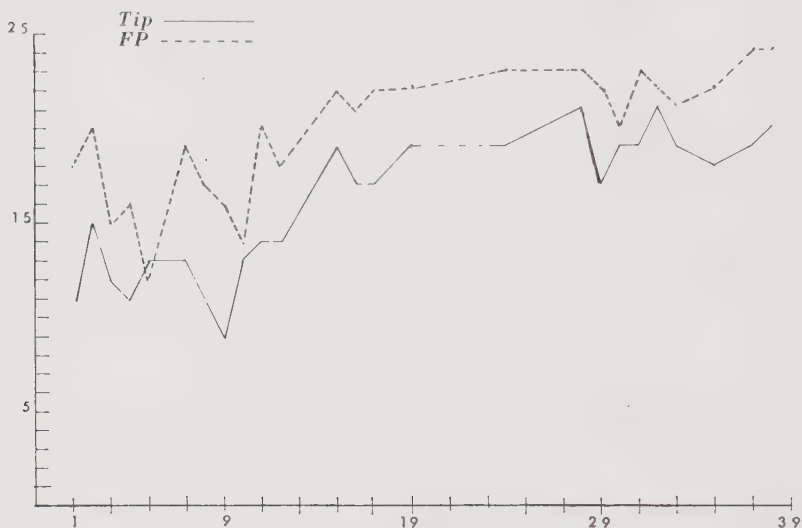
RÉPONSES DU TYPE *Cp*. — La capture proprement dite est surtout provoquée par l'excitation directe des tibias et fémurs prothoraciques. Le tableau 47 indique le nombre de captures réalisées par l'excitation

des tibias et fémurs prothoraciques, au cours de la première série de tests. Une augmentation sensible du nombre de captures apparaît avec l'allongement de la période de jeûne.

TABLEAU 47. — AUGMENTATION DU NOMBRE DE RÉPONSES DU TYPE *Cp*, AU COURS D'UNE LONGUE PÉRIODE DE JEÛNE. RÉPONSES DE LA PATTE PROTHORACIQUE AUX EXCITATIONS DU *TiA* : tibia; *FA* : fémur.

Abscisses : nombre de jours de jeûne.

Ordonnées : nombre de réponses obtenues pour 25 excitations.



Conclusions.

Dans les limites fixées par notre expérience, les Nèpes ont bien supporté une longue période de jeûne. Nous avons pu traduire les réponses obtenues aux excitations comme étant bien dues à l'influence du jeûne sur leur comportement. La motivation interne du comportement de capture est évidemment liée à l'état du métabolisme. Plus on s'éloigne du dernier repas, plus l'excitabilité de l'Insecte croît. Cette excitabilité se traduit exclusivement par une augmentation du pourcentage de réponses typiques, caractéristiques du niveau excité.

Toutefois, cette augmentation du pourcentage de réponses paraît plus importante en ce qui concerne les pattes mésothoraciques et métathoraciques. En effet, on constate que le pourcentage de réponses de type *Ar* (typique des pattes mésothoraciques et métathoraciques) en fin d'expérience a beaucoup plus augmenté que le pourcentage de réponses de type *Pi* et *Cp* (typiques des pattes prothoraciques).

Ce résultat peut être dû à un artifice de calcul; en effet, le pourcentage de réponses normalement enregistré pour les pattes protho-

raciques est toujours de l'ordre de 80 à 90 %, l'augmentation de tels pourcentages ne peut donc excéder 10 à 20 %. Tandis que pour les pattes mésothoraciques et métathoraciques, qui présente normalement une excitabilité plus faible, l'augmentation du pourcentage des réponses est beaucoup plus importante (de 20 à 30 % pour la patte mésothoracique, et de 40 à 50 % pour la patte métathoracique).

Il semble donc que l'état de jeûne, en augmentant l'excitabilité des Insectes, tend à supprimer les gradients antéro-postérieur et latéral.

C. — INFLUENCE DE PÉRIODE DE REPRODUCTION SUR LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Tous les tests que nous avons effectués sur les Nèpes ont été pratiqués presque quotidiennement pendant cinq années. Ces observations journalières ont montré que l'excitabilité des Insectes subissait des variations d'intensité au cours de l'année. Vers les mois de mars et avril et quelquefois dès la mi-février, les pourcentages de réponses obtenus fléchissaient.

La plus grande partie des individus utilisés au cours de nos expériences provenait soit de nos élevages, soit de récolte de Nèpes dans la nature. Tous ces Insectes étaient soumis au même rythme de vie, c'est-à-dire température constante, celle du laboratoire, et nutrition tous les huit jours. Dans ces conditions constantes d'élevage, toute modification du comportement de capture ne pouvait provenir que d'un changement de l'état interne de l'Insecte.

Dans leur biotope naturel, les Nèpes passent certainement par une période de moindre activité, pendant la saison froide : du début novembre jusqu'à la fin janvier, dans la région bretonne. Outre l'abaissement de la température, l'écologie des mares et des bords d'étangs, habitat naturel des Nèpes, révèle que la densité de la faune diminue beaucoup pendant cette période, réduisant d'autant les possibilités de capture. Ces variations n'existant pas au laboratoire, nous avons pu constater que le comportement des Nèpes en élevage ne variait pas pendant cette période. D'autre part, les Nèpes récoltées à cette époque, et installées au laboratoire, n'ont manifesté aucune perturbation dans leur comportement, et les pourcentages de réponses obtenues par des stimuli mécaniques sont tout à fait comparables à ceux obtenus dans les mêmes conditions, avec des Nèpes en provenance de nos élevages.

Le cycle biologique des Nèpes est couvert en un peu plus d'une année :

l'œuf pondu par la femelle en fin mars début avril, éclôt 8 à 10 jours après;

le 1^{er} stade larvaire est terminé fin avril;

le 2^e stade larvaire s'achève mi-mai;

le 3^e stade fin mai;

le 4^e stade fin juin;

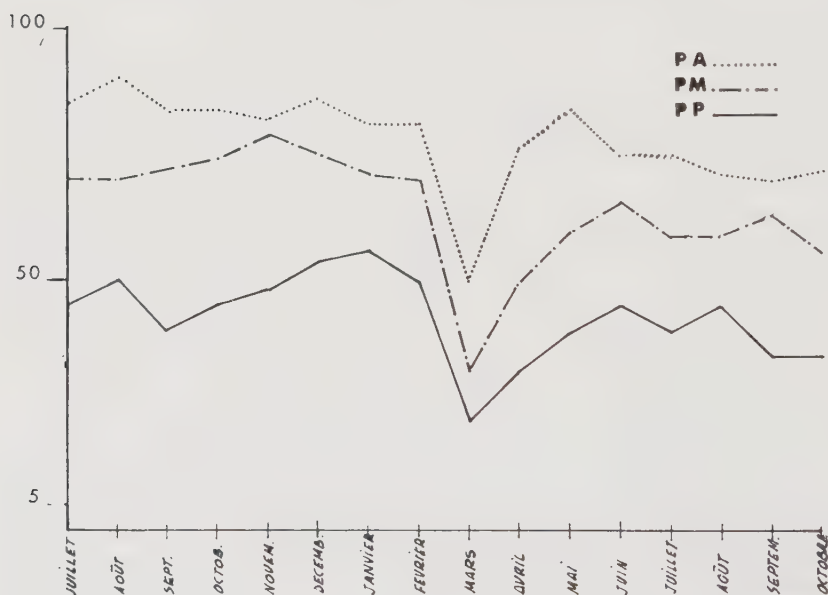
le 5^e stade fin juillet.

Les premiers imagos apparaissent en juillet. Mais la période de ponte s'effectuant de fin mars à début mai, et la durée des stades larvaires étant assez variable, comme nous l'avons déjà signalé, on continue à trouver dans le même biotope des individus allant du 3^e stade larvaire à l'imago (nous avons même trouvé des larves du 1^{er} stade en fin juillet), ceci jusqu'au début du mois de septembre. Nous pensons,

TABLEAU 48. — VARIATION DU POURCENTAGE DE RÉPONSES AUX EXCITATIONS MÉCANIQUES D'UNE POPULATION DE NÈPES, DE JUILLET 1959 A OCTOBRE 1960.

Abscisses : durée, exprimée mensuellement.

Ordonnées : pourcentages de réponses enregistrées.



d'après nos observations écologiques, que les larves n'ayant pas achevé leur développement fin septembre passent l'automne et l'hiver sous la forme du 4^e ou du 5^e stade larvaire.

En octobre, la grande majorité des Nèpes est à l'état d'imago. Au laboratoire, l'activité de l'imago, sa dernière mue achevée, prend immédiatement la forme comportementale que nous avons décrite. Une grande stabilité des réponses aux excitations est apparue chez tous les individus utilisés comme témoins.

A partir du mois de février, les Nèpes manifestent des irrégularités dans le déroulement du comportement de capture. Ces irrégularités portent principalement sur le pourcentage de réponses totales enregistrées après des excitations, pourcentage qui diminue brusquement de valeur. Le tableau 48 indique les pourcentages de réponses enregistrés, de juillet 1959 à octobre 1960, sur tous les individus mâles et femelles, que nous avons soumis à des tests pendant cette période. Nous

avons, bien entendu, exclu les résultats obtenus par les tests effectués sur des Nèpes soumises à des expériences particulières (jeûne, influence de la lumière, par exemple).

De mars à avril, de faibles pourcentages de réponses aux excitations apparaissent. Les Nèpes manifestent une grande agitation et cherchent à sortir de leur cristalliseur, elles ne répondent plus aux stimulations, manifestent souvent une activité de fuite à toute présentation du leurre et à tout stimulus. Ces Insectes reportés dans l'aquarium d'élevage, en présence de leurs congénères, s'accouplent presque aussitôt. La copulation dure plusieurs heures, 12 à 13 heures en général, et peut aller jusqu'à 24 et 48 heures.

Peu de temps après l'accouplement la femelle pond. Une fois la ponte accomplie, la valeur des pourcentages de réponses aux excitations mécaniques augmente, sans toutefois atteindre la même cote que pendant la période précédant l'accouplement.

Nous avons conservé des Nèpes en aquarium plusieurs mois après la ponte des œufs. La grosse majorité des Insectes de nos élevages mourait entre juillet et août, bien que pendant cette période chaude nous mettions nos élevages à l'abri d'une trop forte température. Cependant, un nombre important de Nèpes (environ 40 % de la population) vivait encore en août et septembre.

C'est à partir de la fin octobre que la mortalité commençait à devenir plus importante. Toutefois, de 15 à 20 % de la population subsistait encore en janvier.

Dans nos élevages, les Nèpes n'ont pas dépassé cette ancienneté, et nous ne savons pas si elles sont capables d'un second cycle de reproduction.

Dans la nature, il semble bien, d'après nos observations, que les Nèpes passent facilement un second hiver. En effet, entre octobre et novembre, et même encore en décembre, il est possible de distinguer les jeunes Nèpes, imagos de l'année, des individus plus âgés dont la cuticule est très foncée et très chargée d'algues, de boue, etc. Au-delà de décembre, cette distinction devient difficile, sinon impossible.

Nous avons donc pu suivre le comportement de capture des Nèpes depuis leur premier stade larvaire jusqu'à leur mort. Ces observations quotidiennes ont montré l'existence d'une période, vers mars-avril, où le comportement de capture est à peu près nul. Période correspondant à la phase de reproduction.

Le transfert des individus isolés au milieu d'une population élevée en aquarium les a montrés en quête d'un partenaire et prêts à l'accouplement.

Nous avons pratiqué un examen des glandes génitales au moment où se manifestait un fléchissement du pourcentage de capture : tous les individus examinés étaient sexuellement mûrs. Pour cet examen, nous avons utilisé la coloration au carmin boracique.

Ainsi, la période de reproduction déclenchée par la maturité des glandes génitales, chez le mâle et la femelle de Nèpe, bloque toute l'activité du comportement de capture.

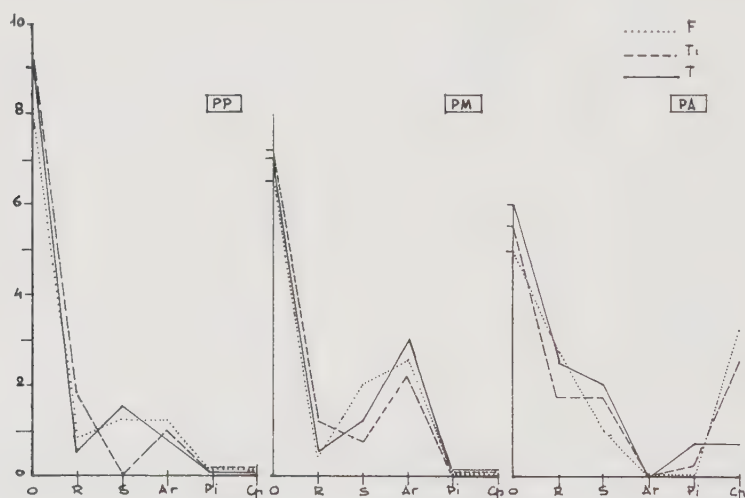
Le tableau 49 indique la nature des réponses obtenues par la stimulation des trois paires de pattes (*PA*, *PM*, *PP*). Les moyennes correspondent à quatre séries d'expériences pratiquées sur quatre lots de 24 Nèpes chacun. Ces lots constituant une population de Nèpes comprenant indifféremment mâles et femelles.

TABLEAU 49. — NATURE DES RÉPONSES OBTENUES PAR DES STIMULI MÉCANIQUES EXERCÉS SUR LES TROIS PAIRES DE PATTES, PENDANT LA PÉRIODE DE REPRODUCTION.

Abscisses : nature des réponses.

Ordonnées : nombre de réponses (moyenne : 12).

Légende : *PA* : patte prothoracique; *PM* : patte mésothoracique; *PP* : patte métathoracique; *O* : pas de réponses; *R* : rétraction des pattes prothoraciques; *S* : agitation des tarsi prothoraciques; *Ar* : rejet vers l'arrière des fémurs prothoraciques; *Pi* : redressement des pattes prothoraciques; *Cp* : capture.



Ce tableau met en évidence la profonde perturbation survenue dans le comportement de capture, durant la période de reproduction.

Non seulement un grand nombre de stimuli demeure sans effet, mais encore la plupart des réponses enregistrées sont du type *R* ou *S*, c'est-à-dire atypiques. Pour tous les articles excités, les réponses typiques sont inférieures, ou tout au plus égales au nombre de réponses atypiques enregistrées pour les mêmes articles.

L'influence du gradient antéro-postérieur subsiste, celle du gradient latéral n'apparaît plus qu'au niveau des fémurs, dont le pourcentage de réponses aux excitations est toujours supérieur à celui des tibias et des tarsi, de la patte considérée.

Il semble bien que la modification interne produite par le développement des glandes génitales chez la Nèpe provoque un ralentissement du comportement de capture. Il n'y a pas perturbation des mécanismes de la capture. Seule l'excitabilité de l'Insecte aux stimulations de la proie diminue.

L'observation du comportement de capture des Insectes en copulation montre que les Nèpes accouplées capturent très bien les proies qui stimulent les pattes prothoraciques. L'excitation des pattes métathoraciques et mésothoraciques provoque le redressement des pattes prothoraciques (*Pi*), mais jamais ni l'orientation (*Op*), ni le déplacement (*Dp*), ni le rejet des fémurs prothoraciques vers l'arrière (*Ar*). Si l'excitation cesse, la Nèpe garde pendant quelques secondes la posture *Pi*, puis ses pattes prothoraciques se mettent en position de repos.

L'excitation des pattes métathoraciques ne provoque pas toujours *Pi*. Souvent, leur stimulation déclenche un mouvement de râclage du fond chez l'un ou l'autre des partenaires, mouvement qui dégénère souvent, chez le mâle en activité de recouvrement de la région dorsale, avec des éléments du substratum.

CONCLUSIONS

Pendant la période de reproduction des Nèpes, la réponse de ces Insectes aux excitations mécaniques montre que la capture des proies est toujours possible, mais qu'elle n'est plus guère réalisée que par l'excitation des articles les plus antérieurs du gradient antéro-postérieur. Les articles intermédiaires provoquent la prise d'intérêt sans déclencher aucun des mouvements qui tendent à amener la proie en contact avec les pattes prothoraciques.

L'excitation des articles les plus postérieurs n'aboutit à peu près plus à déclencher un mouvement typique du comportement de capture. Il est même intéressant de constater, à ce niveau du gradient antéro-postérieur, l'apparition de mouvement de diversion tel que le recouvrement avec les éléments du substratum.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans ce chapitre, nous avons voulu étudier le comportement de capture au cours de certaines phases de la vie de l'Insecte, et déceler l'influence des facteurs internes sur les mouvements de la capture.

Au cours de la vie larvaire, tous les segments du comportement de capture peuvent être stimulés dès les premiers stades larvaires. L'excitabilité de la larve est supérieure à celle de l'imago; toutefois, le pourcentage de captures réussies est toujours inférieur. En étudiant les réponses des larves aux stimulations mécaniques, nous avons mis en évidence un *gradient ontologique* tel, que l'excitabilité des larves va en décroissant du premier stade larvaire à l'imago. Cette diminution de l'excitabilité se traduit par une sensibilité de plus en plus réduite des pattes métathoraciques et mésothoraciques, aboutissant, pour l'imago,

au gradient antéro-postérieur qui souligne la plus grande sensibilité des pattes prothoraciques par rapport à celle des deux autres paires de pattes. Cette modification de la sensibilité des trois paires de pattes est-elle liée à la structure nerveuse de l'Insecte, structure qui varierait du premier stade larvaire à l'imago ? Nous nous proposons, dans un travail ultérieur, de vérifier cette hypothèse et de la contrôler, non seulement par une étude anatomique, mais aussi par des recherches d'électrophysiologie.

Outre le facteur ontologique, des variations de l'excitabilité des Nèpes vis-à-vis des proies sont apparues durant le cycle vital de l'Insecte. La période de reproduction provoque une diminution importante de l'excitabilité. Là encore, il est toujours possible, par des stimulations appropriées, de déclencher tous les mouvements de la capture, mais ce déclenchement est beaucoup moins fréquent que pendant le reste de la vie de l'Insecte.

Un ralentissement, peu important d'ailleurs, de l'excitabilité aux stimulations, apparaît après la période de reproduction, dû au vieillissement des Insectes. Il se traduit par une diminution de la sensibilité des Nèpes, sans perturber pour autant les mécanismes du comportement de capture. Jusqu'à la mort des animaux, le fonctionnement des différents gradients mis en évidence demeure total.

L'influence du jeûne sur le comportement de capture a montré, comme on pouvait s'y attendre, que plus on s'éloigne du dernier repas plus l'excitabilité de la Nèpe, vis-à-vis des stimuli déclencheurs du réflexe de capture, augmente. Mais il est apparu aussi que cette influence du jeûne ne se faisait sentir qu'après un temps de latence pouvant aller jusqu'à deux semaines.

Le comportement de capture, bien que rigoureusement déclenché par des stimuli purement mécaniques et externes, est tout de même soumis à des facteurs internes, dont la nature peut être très variable. Ceux que nous avons reconnus, sans prétendre les avoir tous passés en revue, sont soit d'ordre biologique ou ontologique, soit d'ordre métabolique.

CHAPITRE VII

COMPORTEMENT DE LA NÈPE APRÈS LA CAPTURE DES PROIES

L'étude du comportement de capture se termine évidemment par la capture de la proie. Toutefois, il nous a paru intéressant de mentionner rapidement le comportement de la Nèpe une fois la capture réalisée.

Nous avons déjà signalé que la prise d'une proie n'entraînait pas fatalement l'ingestion de celle-ci.

Les mouvements qui succèdent à la capture, et que nous avons décrits, comprennent :

- une exploration par le rostre de la surface de la proie (*Er*);
- une piqûre à travers la cuticule de la proie, par l'intermédiaire des stylets (*Ps*);
- une émission de salive précédant la succion du milieu interne de la proie (*Es* et *Sp*);
- et, finalement, le rejet de la proie vidée, totalement ou partiellement, de sa substance.

Nous nous proposons, dans ce chapitre, d'examiner rapidement les différentes phases du comportement de la Nèpe après la capture d'une proie. Nous insisterons plus particulièrement sur l'exploration rostrale et la piqûre des stylets, chaînons indispensables à l'ingestion définitive de la proie.

1° Exploration rostrale (*Er*).

Nous savons qu'une fois la proie solidement maintenue entre les pattes prothoraciques de la Nèpe, le rostre se soulève et entre directement en contact avec la cuticule de la proie. Ce contact déclenche l'exploration rostrale. C'est-à-dire que l'article le plus distal du rostre explore méticuleusement la surface de la proie, jusqu'à la rencontre d'une zone de dénivellation. Au niveau d'une rupture de plan de la cuticule des proies, une exploration plus localisée a lieu, et l'on peut considérer que la phase exploration rostrale est achevée, puisque, à ce moment, les stylets sortent et tentent de traverser la cuticule. Si l'opération *Ps* ne peut se réaliser, une nouvelle exploration rostrale s'effectue après qu'un retournement de la proie ait été opéré au moyen des pattes prothoraciques qui, l'une après l'autre, relâchent leur étreinte et font pivoter la proie, par le jeu des tarses et des tibias prothoraciques.

La présentation de leurres variés (voir chap. III) a montré que deux conditions excitent une longue exploration rostrale : soit un leurre très lisse (tige de verre par exemple) ou un leurre présentant des irrégularités très fines (tige d'aluminium), soit un leurre souple n'offrant qu'une faible résistance à la pression du rostre (tige de matière plastique par exemple). Enfin, un leurre dur et lisse a un effet inhibiteur sur l'exploration rostrale (tige d'acier, par exemple).

Le comportement vis-à-vis des leurres a montré que l'exploration rostrale commence par le contact du rostre avec le leurre et se poursuit par des mouvements du rostre, que nous avons appelés des *palpations*. Nous avons vu que, suivant la nature du leurre, tous les degrés sont possibles :

— depuis la prise de contact avec le leurre, suivie d'un rejet immédiat, sans tentatives de palpations;

— jusqu'à de très longues palpations entretenues par des retournements du leurre.

L'examen du comportement des Nèpes avec des proies vivantes et des leurres a bien montré que les palpations sont induites par les ruptures de plans. En effet, sur les proies vivantes, cette recherche aboutit rapidement à la découverte d'une rupture de plan sur la cuticule de la proie (deux segments consécutifs, attache des pattes, des yeux, des antennes, etc.).

Avec les leurres, la découverte d'une rupture de plan, non suivie d'une possibilité de piqure des stylets, excite une nouvelle recherche, de même que la découverte d'une dénivellation de la surface.

Ces observations nous ont amené à construire un modèle stylisé de proie. Nous avons, pour cela, employé la matière plastique qui semblait présenter les meilleurs qualités physiques, parmi les leurres utilisés. Un fragment de 4 mm d'une tige creuse en matière plastique (diamètre 3 mm) a été bouché aux deux extrémités avec de la paraffine. Puis, à l'aide d'une aiguille montée, un quadrillage a été réalisé sur la surface du leurre. Différents leurres, sur ce modèle, ont été réalisés, présentant les quadrillages suivants :

- 6 lignes horizontales, coupées de 2 lignes verticales.
- 6 lignes horizontales, coupées de 1 ligne verticale.
- 4 lignes horizontales, coupées de 2 lignes verticales.
- 4 lignes horizontales, coupées de 1 ligne verticale.
- 2 lignes horizontales, coupées de 2 lignes verticales.
- 2 lignes horizontales, coupées de 1 ligne verticale.

Ces leurres ont été très bien acceptés par la Nèpe. Quand l'exploration rostrale ne s'égareit pas vers les zones recouvertes de paraffine (ce qui aboutissait à un rejet du leurre presque immédiat), nous avons constaté que les palpations se faisaient toujours dans les lignes imprimées sur la surface du leurre, soit les lignes verticales, soit les lignes horizontales. Les plus significatifs des modèles présentés ont été ceux montrant les quadrillages 2 lignes horizontales coupées de 1 ligne verticale.

Les autres leurres présentaient trop de lignes et le rostre passait de l'une à l'autre très rapidement. Par contre, les leurres présentant peu de lignes ont très nettement mis en évidence le processus : un mouvement de va-et-vient du rostre en suivant une indentation de la surface explorée.

2° *Piqûre des stylets (Ps).*

Le déclenchement de la piqûre des stylets est lié à l'exploration rostrale. Dès qu'une dénivellation de la surface des proies est repérée par le rostre, aussitôt les stylets sortent et tentent de pénétrer. Aucun des leurres proposés n'a jamais permis la pénétration des stylets, mais nous avons fréquemment observé des tentatives de piqûres, et, comme nous l'avons dit, l'insuccès d'une pareille opération n'entraîne pas le rejet immédiat du leurre, au contraire il stimule une nouvelle exploration.

Les très longues palpations ont toujours été accompagnées de tentatives de piqûres des stylets.

3° *Emission de salive (Es.). — 4° Succion (Sp.).*

Ces deux opérations sont liées : aussitôt que les stylets ont pénétré à l'intérieur d'une proie il y a émission de salive, et en observant, à la loupe binoculaire, l'ingestion d'une proie transparente, on voit très bien le mouvement des stylets qui fouillent l'intérieur des proies, par un mouvement de va-et-vient. Lorsque les stylets ne rencontrent plus de substance, la proie est déplacée, toujours par l'intermédiaire des pattes prothoraciques, et une nouvelle zone est fouillée. Le déplacement peut s'effectuer sans que les stylets quittent la proie (larve de Chironome par exemple) ; si la nouvelle zone offerte est déjà vidée, les stylets se rétractent, la proie est déplacée, une nouvelle exploration rostrale a lieu, très courte, suivie aussitôt d'une piqûre. Cette deuxième piqûre, suivant de près la première et effectuée sur une même proie, donne-t-elle lieu à une nouvelle émission de salive ? Nous ne pouvons répondre à cette question. Quoi qu'il en soit, nous avons toujours observé que la Nèpe ne quitte jamais une proie de la taille d'une larve de Grillon de 11 à 12 mm de long, ou d'une larve de Chironome de 10 à 20 mm de long, ou une patte sauteuse de Grillon imago, avant d'avoir ingéré totalement son contenu.

Un fragment d'abdomen de Grillon imago, ou de grosses larves de Grillon, n'est jamais totalement vidé.

Pour les petites proies que nous avons énumérées, le repas dure 3 à 5 minutes. Plusieurs repas de larve de Chironome peuvent avoir lieu à la suite l'un de l'autre.

5° Rejet de la proie.

Cette phase du comportement, à l'exclusion de toutes les autres, peut se produire après n'importe laquelle des phases succédant à la capture. C'est-à-dire que, chaque fois que l'une des phases du comportement suivant la capture n'a pu se réaliser, il y a rejet de la capture.

Enchaînement des phases du comportement après la capture. — Contrairement à ce que nous avons constaté pour l'enchaînement des phases précédant la capture, la succession des opérations qui la suivent est rigoureuse. En effet, la capture peut suivre la prise d'intérêt, sans que le déclenchement des mouvements *Op* ou *Dp*, ou l'un ou l'autre de leur variante, soit nécessaire. Il n'en va pas de même après la capture.

Tout d'abord, il est nécessaire que la proie soit tenue entre les pattes prothoraciques pour que l'exploration rostrale ait lieu. Nous avons procédé à différentes tentatives de déclencher *Er* sans prédatations préalables par les pattes prothoraciques. Pour cela, nous avons maintenu ligotées les pattes prédatrices, afin d'empêcher toute tentative de capture, et nous avons présenté à la Nèpe des proies en les mettant en contact directement avec le rostre. Nous n'avons jamais induit, par ces stimulations, le moindre mouvement du rostre, aussi bien avec des proies intactes qu'avec des proies mutilées laissant échapper du milieu interne. Ainsi, l'exploration rostrale n'est déclenchée ni par des excitations mécaniques du rostre, ni par des stimulations d'ordre chimique provoquées par les proies. Il apparaît seulement indispensable que la proie soit saisie par les pattes prédatrices.

La piqure des stylets est soumise aux mêmes exigences et ne peut survenir qu'après *Er*.

Ces deux phases *Er* et *Ps* sont intimement liées et déclenchées par les mêmes stimuli.

L'émission de salive (*Es*) et la succion (*Sp*) dépendent d'autres excitations. Elles sont déclenchées par la proie elle-même et l'état de son milieu interne. Nous avons observé, vis-à-vis de certaines proies mortes et ayant séjourné dans l'eau, un refus de succion de la part de la Nèpe. L'exploration rostrale et la piqure avaient eu lieu, mais dès la pénétration des stylets la proie fut rejetée.

Mécanisme du comportement après la capture. — Ces observations donnent à penser que l'exploration rostrale et les mouvements de retournement de la proie, consécutifs à *Er*, dépendent probablement de réflexes d'origine proprioceptive.

La piqure des stylets, intervenant après la réalisation de *Er*, est induite par des stimuli mécaniques, tandis que les phases *Es* et *Sp* le sont par des stimuli chimiques.

Conclusions. — Nous avons décrit les phases du comportement succédant à la capture, pour montrer les différences de nature entre le comportement de capture d'une proie et celui de l'ingestion de la proie.

Dans la phase capture de la proie, la Nèpe a, à sa disposition, toute une série de mouvements, il n'est pas obligatoire que tous les mouvements se réalisent; des variantes peuvent apparaître, mais tous ces mouvements sont déclenchés par des excitations mécaniques.

Par contre, une fois la capture réalisée, la proie réagit directement sur le prédateur, par le jeu de mécanorécepteurs stimulés par la pression des muscles serrant la proie, et par des stimuli chimiques provenant de la proie elle-même. Les opérations aboutissant à l'ingestion de la proie ne présentent pas de variantes, toutes semblent devoir se produire obligatoirement et elles s'enchainent dans le temps, aucune inversion, aucune suppression n'est possible, de même qu'aucune variation n'est jamais apparue.

Le rejet de la proie se produit chaque fois qu'un des segments du comportement post-capture ne peut se réaliser.

CONCLUSION

Nous avons analysé le comportement de capture de *Nepa rubra* en recherchant les conditions extrinsèques et les processus organiques qui contribuent au développement de ce comportement.

L'observation de la capture des proies vivantes montre que le comportement est la résultante d'une chaîne de réflexes non segmentaires, provenant du développement de l'acte, dans la situation contemporaine de l'individu.

La description du comportement typique révèle sa composition caténaire. Une proie évoluant au voisinage de la Nèpe provoque un réflexe de posture *Pi*. Nous avons traduit la prise d'intérêt (*Pi*) comme la mise en évidence d'un influx mobilisateur, développant un comportement d'appétence : l'animal ne modifie pas sa position spatiale, il s'apprête à répondre à d'autres stimulations. On peut prévoir, par le déclenchement de la posture *Pi*, que la suite des actes amenant la capture se produira (LORENZ, 1956).

Le schéma complet du comportement de capture, allant de *Pi* au rejet de la proie vidée de sa substance (*Rp*), se divise en deux cycles :

- premier cycle : de *Pi* à *Cp* (capture) inclus;
- deuxième cycle : de *Cp* à *Rp*.

A l'exclusion de *Pi*, aucun des réflexes qui entrent dans le développement du premier cycle n'est obligatoire. Nous avons montré que la formule de capture la plus simple était : *Pi* -*Cp*. Les actes qui peuvent se produire entre ces deux phases constituent des réponses à des excitations particulières de la proie selon sa situation spatiale par rapport à la Nèpe. Ces actes sont soit de simples réflexes de posture comme *Ar* (rejet des fémurs prothoraciques le long du prothorax, déclenché par l'excitation des fémurs mésothoraciques), ou bien des réflexes beaucoup plus complexes mettant en jeu l'organisme tout entier, comme *Dp* (déplacement) et *Op* (orientation), véritables comportements faits d'orientation et de locomotion.

Au cours du premier cycle, nous voyons l'Insecte répondre à des situations excitantes particulières, par des actes précis.

Le déroulement du second cycle s'effectue différemment, les réflexes post-capturaux ne peuvent être stimulés que par la présence d'une proie maintenue entre les fémurs et les tibias prothoraciques. L'exploration rostrale (*Er*), la piqure des stylets (*Ps*), l'émission de salive (*Es*), la succion (*Sp*), sont entièrement conditionnés par la proie elle-même. L'ordre de déroulement de ces actes est rigoureux. La non-réalisation de l'un d'entre eux entraîne l'arrêt immédiat de l'activité.

Le déroulement des actes est conditionné par l'apparition du stimulus approprié, qui ne devient significatif que s'il se rencontre à point nommé (GRASSÉ, 1959).

Le rejet de la proie peut intervenir à tout moment, et à n'importe quel niveau du comportement, tant au cours du premier cycle que du second.

Après l'analyse du comportement de capture, l'étape suivante a été l'étude de la nature de l'acte et des conditions de son apparition. Pour cela, il est nécessaire de délimiter les conditions de l'environnement qui influence ou contrôle les réponses, c'est-à-dire de reconnaître les stimuli significatifs (GRASSÉ, 1944) qui assurent le déclenchement des réflexes impliqués dans le comportement.

La capture des proies vivantes a mis en évidence que deux catégories de stimuli sont susceptibles de déclencher la prise d'intérêt : les uns visuels, les autres mécaniques. La Nèpe enregistre des perceptions visuelles, et nous avons montré qu'il existe autour de la tête de l'Insecte des zones d'excitabilité, à l'intérieur desquelles les proies sont détectées. Ces zones sont irrégulières et correspondent à l'espace balayé par les pattes prothoraciques d'une part, et aux zones latérales de sensibilité visuelle d'autre part. La portée de la détection est faible, limitée à 1 cm de la tête pour la première zone et à 5 cm pour les zones latérales.

Les excitations mécaniques sont beaucoup plus importantes pour le développement du comportement de capture, le type de sensibilité de la Nèpe est tactile. Nous avons vu que tous les réflexes participant au comportement de capture sont déclenchés par des stimulations mécaniques exercées sur les pattes, et nous avons pu montrer qu'il existait une sensibilité spécifique au niveau de chaque paire de pattes. L'intensité de la perception dépend d'un *gradient latéral* croissant dans le sens distal-proximal pour chaque patte. La nature des réponses dépend d'un *gradient antéro-postérieur* tel qu'une stimulation déclenchera d'autant mieux un réflexe de capture qu'elle sera exercée sur un article de patte plus antérieur.

C'est-à-dire que, selon le niveau morphologique de l'excitation, il se développe une réponse de forme et d'intensité caractéristiques. Ainsi, l'excitation de chaque paire de pattes provoque une séquence de comportement plus ou moins proche de la réalisation de la capture, selon que cet article est plus antérieur. La stimulation des pattes métathoraciques et mésothoraciques amène une réorientation de la Nèpe, qui se retourne vers la région excitée, les pattes prothoraciques ayant pris la posture *Pi*. La stimulation des pattes prothoraciques déclenchant la capture.

VASSEROT (1957) a signalé, chez une larve d'Odonate, une sensibilité relative des différents articles des pattes. Il a étudié le comportement de capture des larves de *Calopteryx splendens*, qui est déterminé par des stimuli d'ordre tactile recueillis par les antennes ou les pattes. Ce comportement de capture peut se décomposer en un certain nombre de phases successives et peut présenter des degrés dans son accomplis-

sement. Chez une larve normale, le rôle des antennes est prédominant; toutefois, lorsqu'un tarse est touché par une proie, la larve fléchit les antennes, prend la position caractéristique du premier temps du réflexe et se tourne vers le tarse excité, les antennes viennent au contact de la proie qui est ensuite saisie par le masque. Après avoir montré que la perception visuelle n'intervient pratiquement pas dans la capture des proies, VASSEROT pratique des stimulations, à l'aide de leurres, sur les différents articles des trois paires de pattes et met en évidence un gradient antéro-postérieur comparable à celui que nous avons décrit chez la Nèpe et, un gradient latéral décroissant dans le sens distal-proximal, soit l'inverse de ce que nous avons observé. Si on rapproche de cette sensibilité tarsienne de l'Odonate, la possibilité d'une détection de la proie à distance par les tarses et, surtout, la nécessité que la proie soit en mouvement pour être décelée, on peut penser qu'il y a chez le *Calopteryx*, non seulement une sensibilité de contact, mais aussi une sensibilité aux vibrations que nous n'avons pu mettre en évidence chez la Nèpe. Il serait intéressant de s'assurer que la sensibilité décroissante distale-proximale de chaque paire de pattes de la larve d'*Agrioidæ* est liée à des récepteurs des vibrations localisés sur les tarses, récepteurs qui n'existeraient pas chez la Nèpe, dont la sensibilité relative au niveau des pattes est inverse.

Le comportement de capture d'un Hémiptère Hétéroptère aquatique, la Notonecte, a donné lieu à toute une série de recherches. BAERENDS (1939) a montré que la Notonecte capture ses proies grâce aux vibrations qu'elles produisent à la surface de l'eau. La Notonecte peut localiser un centre de vibrations, distant de 20 cm du point où elle se trouve, et nager directement vers lui. Mais l'animal s'arrête à 5 cm de l'objet en vibration, et d'autres stimuli, d'ordre optique, doivent alors intervenir pour que l'Insecte exécute le « saut » de capture.

Cependant, RABE (1943), expérimentant sur la Notonecte en lumière faible (l'éclairement minimum était assuré par une lampe rouge à filament de carbone), a voulu montrer que par la seule perception des vibrations, l'Insecte est capable de boucler le cycle de la capture.

Toutefois, il n'est pas certain que RABE ait éliminé toute possibilité de perception visuelle avec son dispositif expérimental. Il base ses conclusions sur le fait que la Notonecte, mise en place avant les tests, n'a pas réagi à une ombre portée faite devant la lampe rouge. La vision chez la Notonecte en lumière du jour (expérience de BAERENDS, 1939) est assez sensible pour repérer un objet en dehors du cristallin; l'acuité visuelle est sans doute diminuée en éclairage faible, mais RABE ne s'est pas assuré que la Notonecte ne pouvait pas percevoir un objet situé dans l'eau dans les conditions où il l'a placée. D'autre part, BAERENDS a bien montré que, chez la Notonecte, la perception visuelle de la proie n'intervient qu'après la perception des vibrations. L'ombre portée de RABE sur un Insecte non excité par des vibrations, se présente comme un stimulus de changement et, dans le cas d'une réponse de

l'animal, il faudrait la considérer comme le résultat d'une perception simple et non qualitative.

Une fois la capture réalisée, le comportement de la Notonecte est comparable à celui de la Nèpe : la proie est palpée avec les pièces buccales, puis piquée par les stylets, sucée et enfin relâchée.

BAERENDS (1950) conclut, de ses expériences sur les Notonectes, que les différents éléments du comportement de capture sont induits par divers stimuli : l'approche de la proie par la vibration, la capture par la perception visuelle du mouvement, la piqure par des stimuli tactiles, la succion par des stimuli chimiques. L'enchaînement du comportement est réalisé par la succession des réponses à chaque stimulus. L'objet peut ne pas être reconnu comme adéquat tout de suite, parce que tous les stimuli ne sont pas perçus aussitôt. Chaque stimuli réalise non seulement une activité, mais aussi la possibilité de répondre au futur stimuli-clef.

En ce qui concerne *Nepa rubra*, les vibrations d'un objet en mouvements ne sont pas capables de déclencher le comportement de capture.

Cependant, si les stimuli externes contrôlent la réponse, ils ne suffisent pas au déclenchement du comportement, celui-ci étant aussi sous la dépendance de facteurs organiques. « Le comportement peut être considéré comme le prolongement ou l'extériorisation motrice de fonctions internes » (GRASSÉ, 1956). Pour une activité aussi particulière que la capture des proies, les facteurs organiques servant de base au comportement sont d'ordre métabolique. La motivation correspond à un besoin organique (SCHNEIRLA, 1953). Si on impose à l'organisme d'importantes modifications, en le maintenant à l'état de jeûne pendant une longue période, on augmente l'excitabilité de l'Insecte. Le comportement d'appétence se traduit par la prise de posture *Pi*, pour toute stimulation mécanique, et l'excitabilité des pattes métathoraciques augmente en intensité pendant la période de jeûne. Ce qui revient à dire que les gradients latéraux et antéro-postérieur s'annulent au fur et à mesure que le besoin augmente. VASSEROT a montré, chez des larves privées d'antennes, que la détection des proies s'opère grâce à la sensibilité tarsienne, et que les tarses sont beaucoup plus sensibles que chez les larves intactes, notamment ceux des pattes métathoraciques normalement peu sensibles. Bien qu'il ne s'agisse pas d'une modification du comportement due à un changement des facteurs internes, on peut cependant rapprocher l'augmentation de l'excitabilité de l'Insecte en fonction d'une perturbation apportée dans son comportement, dans l'un et l'autre cas.

Nous pouvons rapprocher de ce fait le comportement des larves de Nèpes au cours de l'ontogénèse, pour lequel nous observons un renversement du gradient antéro-postérieur. Du premier stade larvaire à l'imago, la sensibilité des pattes va en décroissant de la patte métathoracique à la patte prothoracique, ce que nous avons traduit par l'existence d'un *gradient ontogénique*, soulignant une diminution de la

sensibilité perceptive des pattes postérieures, au fur et à mesure de la croissance; le gradient antéro-postérieur traduisant une sensibilité inverse. Ce renversement du gradient antéro-postérieur est en rapport avec la croissance de l'Insecte, dont la taille augmente d'un stade larvaire à l'autre. Cet accroissement de la taille n'étant pas régulier et beaucoup plus important aux premier, second et troisième stades larvaires qu'aux suivants. En rapport avec la croissance, le métabolisme est plus intense aux premiers stades, ce qui se traduit par une plus grande appétence.

Certains facteurs organiques sont susceptibles d'inhiber le comportement de capture. GRASSÉ (1942) a montré l'influence de l'état interne sur le comportement, dans son mémoire sur l'analyse causale de l'essai-mage chez les Termites; et plus tard (1956), étudiant la régulation des activités instinctives, il insiste sur le rôle de l'impulsion interne qui « place l'animal dans une situation telle qu'il ne peut réagir qu'à une catégorie limitée de stimuli ». Chez la Nèpe, nous avons pu montrer qu'au moment de la maturité sexuelle le comportement est entièrement dominé par la recherche du partenaire et la fonction de reproduction. Les processus hormonaux développés par la maturation des glandes génitales diminuent le seuil des facteurs psychologiques prédisposant l'animal à accomplir une capture. Les sensations internes, agissant comme agents sensibilisateurs des activités sexuelles, réagissent aussi sur le comportement de capture, en abaissant le seuil du comportement d'appétence.

Le comportement de capture, tel que nous l'avons observé, apparaît comme un ensemble d'ajustements comportementaux parfaitement adaptés à la réalisation d'un but, à la satisfaction d'un besoin. Toutefois, reconnaître l'adaptation typique d'un acte, n'est qu'une étape vers sa connaissance (SCHNEIRLA, 1953). Les fondements ontogéniques du comportement doivent être distingués. L'ontogenèse de l'activité, la maturation, contribue à l'étude de l'organisation et de l'adaptation des ajustements comportementaux avec leurs situations. Si nous définissons la maturation, selon PIÉRON, comme une activité interne qui détermine les étapes du développement et qui est conditionnée par l'interaction de l'organisme et du milieu interne, en ce qui concerne l'activité prédatrice de la Nèpe, la maturation est achevée dès les premiers stades larvaires. En effet, tous les mouvements réflexes, locaux et automatiques, qui participent au comportement de capture, sont établis dès les premiers stades larvaires. L'ajustement : récepteurs sensoriels, effecteurs, centre nerveux, effecteurs, muscles, est réalisé à un stade antérieur à l'éclosion, à l'exclusion toutefois de l'un des réflexes : *Dp*. Nous avons vu que le déplacement (*Dp*) orienté vers la proie ne se produit jamais au premier stade larvaire. L'absence de *Dp* n'est pas dû à une déficience musculaire qui se corrigerait au cours du développement, puisque la coordination des mouvements des pattes existe dès le premier stade larvaire, la marche des jeunes larves étant normale; *Dp* n'a pas lieu, parce que la Nèpe n'enregistre pas à ce stade les stimuli visuels déclencheurs de cette séquence du comportement.

La capture de proies vivantes par l'imago de Nèpe et les cinq stades larvaires indique que la phase *Dp*, du comportement de capture, est sous la dépendance de la perception visuelle. Pour que le stimulus engendre une réaction, il faut que la proie évolue dans la zone d'excitabilité de la Nèpe et qu'elle soit d'une taille adéquate, en rapport direct avec la taille de la larve. Du premier stade larvaire à l'imago, la portée de la détection va en croissant; du premier stade larvaire à l'imago, la taille adéquate de la proie augmente. Nous observons, au cours de la croissance des Nèpes, tous les stades intermédiaires, depuis l'absence de réaction aux stimulations visuelles jusqu'à la détection optique de proies de plus en plus importantes par la taille.

L'absence de la phase *Dp* dans le comportement de capture de la larve du premier stade indique qu'il n'y a pas perception visuelle à ce stade. Ceci indique également que le développement d'une activité instinctive complexe, comme le comportement de capture, est sous le contrôle d'un déterminisme morphologique, d'une motivation interne et de stimuli externes.

Un autre facteur peut expliquer la précocité de la maturation, c'est la simplicité du système nerveux (HAMILTON, 1931), les récepteurs sont peu nombreux, l'animal ne reçoit que peu de renseignements et ne possède pas une grande variabilité de réponses (SCHNEIRLA, 1956).

La mise en évidence, dès le premier stade larvaire, de tous les composants du comportement de capture, indique que la maturation est achevée dès l'éclosion, l'identité phénotypique, au seul facteur taille près, des larves et de l'imago de Nèpe, permet de penser que ni la musculature, ni le système nerveux ne présentent de grands changements. Seules des investigations électrophysiologiques permettraient de s'en assurer. Cependant, si l'on admet qu'aucun modèle de comportement ne peut se développer en dehors des conditions morphologiques, les mouvements enregistrés chez la Nèpe à tous les stades de son développement ontologique font penser qu'il n'intervient pas de grands changements, tant dans l'ontogenèse du système nerveux que dans celle de la musculature. SCHNEIRLA (1953) souligne que le système nerveux chez l'Insecte apparaît d'abord comme un transmetteur et un sommateur d'impulsions de systèmes afférents, et que son organisation semble très favorable à la décharge directe d'effets afférents prédominants. Si on ajoute à ces remarques que la conduction, sur des arcs courts, est rapide, il n'est pas étonnant de trouver chez un Insecte à organisation sensori-nerveuse primitive, comme la Nèpe, des modèles d'activités rigides, gouvernés par des mécanismes organiques et, individuellement, dominés directement par un échange sensoriel externe.

L'apparition, dès les premiers stades larvaires, de tous les réflexes entrant dans la composition du comportement de capture est déterminée, pensons-nous, par les connexions du système nerveux et de la musculature; les mouvements sont héréditaires et déterminés par le génotype de l'espèce. L'aspect fixe du comportement inné est tout autant caractéristique de l'espèce que les traits de structure ou les

particularités de fonction (GRASSÉ, 1956). Nous avons vu que les actes ne peuvent se réaliser en dehors de la stimulation externe, quelle que soit l'intensité de la motivation interne. Or, comment s'établissent les relations périphériques, et comment se fait leur édification ? Il paraît impossible que cette édification se face en dehors du développement du contrôle nerveux.

LEHRMANN (1953), critiquant LORENZ à propos des effets externes conçus comme réalisants, comme déclenchant un centre nerveux d'organisation innée, et élisant un acte instinctif approprié, LEHRMANN pense que les effets externes agissent sur les récepteurs sensoriels et que le résultat dépend de la qualité de ces récepteurs. Ce que nous avons observé chez la Nèpe nous paraît un exemple approprié à cette remarque, nous pensons que les stimuli externes provoquent des réponses appropriées dépendant d'un ajustement système nerveux-muscles. Chez un Insecte d'organisation simple, comme la Nèpe, la réponse est d'emblée totale, parce qu'elle dépend d'une organisation fixe. Le rôle de la qualité des récepteurs se traduit par l'absence de réactions visuelles, les mécano-récepteurs fonctionnant dès le premier stade larvaire, les liaisons optiques non. Les ajustements musculo-nerveux ne suffisent pas à eux seuls à déterminer le réflexe, le contrôle externe est au moins d'une importance aussi grande. La capacité d'organiser des ajustements appropriés aux stimulations ressenties, en accord avec leurs propriétés, est influencée par l'équipement afférent et dépend des propriétés de l'organisme (HEBB, 1949), résultant des conditions périphériques spécifiques sur des trajets nerveux simplifiés.

L'analyse du comportement de capture de la Nèpe a montré que la capture était la résultante d'une somme de réflexes non segmentaires; la forme de ces actes dépend, à la base, des limites imposées par la constitution génique de l'espèce. Le comportement arrive à son développement à travers des interrelations de facteurs intrinsèques et extrinsèques, car nous ne pensons pas que la constitution génique détermine l'organisation des modèles de comportement, mais qu'elle détermine seulement les caractéristiques du phylum par la ligne rigide du développement. La maturation ne suppose pas seulement des bases morphologiques, mais aussi des effets excitants et stimulants se produisant à travers le développement du comportement.

SUMMARY

We have studied the conditions of capture of preys in an Insect that does not present any active hunting behaviour : *Nepa rubra rubra* (aquatic Hemiptera Heteroptera).

The *Nepa*, or water-scorpion, that lives by the water, more or less covered by the substratum, catches its preys with its prothoracic legs. Through what mechanisms does the *Nepa* proceed directly from the resting condition under water to the active hunting behaviour ?

Capture is brought about by the performing of a number of gestures, that make up the various phases of the capture behaviour. From the locating of a prey to its consumption, we have distinguished nine phases in a typical capture-pattern, in order :

- 1° Rousing of interest (*Pi*).
- 2° Orientation (*Op*).
- 3° Displacement (*Dp*).
- 4° Capture (*Cp*).
- 5° Exploration with rostrum (*Er*).
- 6° Sting with stylets (*Ps*).
- 7° Emission of saliva (*Es*).
- 8° Suction of Prey (*Sp*).
- 9° Discarding of prey emptied of its internal substance (*Rp*).

These phases are characterized by a particular posture of the prothoracic legs. The raising of prothoracic legs to posture *Pi*, is characteristic of the location of a prey by the *Nepa*. Phases *Op* and *Dp* bring into action a more complex and more general pattern, since these attitudes trigger of a movement of the whole Insect, the mesothoracic and metathoracic legs taking part in the orientation and displacement. Capture is effected by the prothoracic legs alone. Once capture has been effected, the prothoracic legs still play an important part, as it is impossible to induce the following phases unless the prey is held with the predatory legs.

Outside the standard pattern of capture, variations are liable to take place, either through the suppression of some phases, or the substitution of one movement to another according to stimulation.

It appears that the *Nepa*, stimulated by the presence of a prey, has at its disposal a whole range of movements that are possible, though not compulsory adapted to the behaviour of the prey and the stimuli it causes.

The influence of the prey on the development and succession of the phases of capture has been emphasised through the systematic study of the behaviour of *Nepa* in relation to preys of different sizes, nature and behaviour. Our conclusion from such observations is that the prey must move to start off capture behaviour. But this condition, though necessary is not sufficient to introduce the whole pattern. The size of

the prey is of definite importance : preys of small size (2 or 3 mm) never induce orientation. The conditions of displacement are even more rigorous : the prey must be over 3 mm, but also the way in which it moves, plays its part : a prey that is not mobile enough, or is moving too fast, or moves on the surface, will excite no *Dp*. The absence of phases *Op* and *Dp* will not however prevent capture. This final phase of behaviour can be induced outside the whole capture pattern. Thus all categories of preys presented to the *Nepa* have been the occasion of successful captures, small size *Gerris* type preys included, which have caused attempts at capture, rarely successful, yet always attempted.

This behaviour can be explained by the nature of the stimuli that induce the various phases of capture. The rousing of interest (*Pi*), the first link in capture behaviour, is one response to two positions of the prey in space, giving rise to two classes of stimuli : some induced by contact, others by sight.

As all the phases of capture-behaviour are characterized by one particular position of the prothoracic legs, it becomes possible to study, with lures the mechanism of capture. In fact, if, through appropriate stimuli, we trigger off movements of the prothoracic legs characteristic of the various phases of capture, we could think we have demonstrated the nature of the triggering stimuli, in the capture of living preys.

Thus, we have demonstrated that there is, round the *Nepa*, a sphere of stimulation, irregular in shape, in which are localized visual stimuli. The range of detection is small. In fact, there are, round the *Nepa*, irregular zones of decreasing visual sensitivity. The central area, the most sensitive, is anatomically outlined by the space that can be reached by the prothoracic legs. Then come two symmetrical areas, less sensitive, yet more extensive, situated on either side of the animal and which correspond to the visual fields. The sensitivity of either area rapidly decreases, and we have shown that in a circle of 5 cm centered between the eyes of the *Nepa*, there are practically no more visual stimuli.

The location of a prey by sight triggers off : rousing of interest, orientation and displacement, that is, it finally brings the *Nepa* closer to the prey. Capture can finally intervene only when the prey is within the range of the prothoracic legs. All the movements of capture tend towards this end. Visual stimuli come to *Op* and *Dp*. Mechanical stimuli come into action once approach has been effected, and they are the ones which finally make capture possible.

The systematic study of the reactions of the three pair of legs to mechanical stimuli has shown that characteristic movements of the prothoracic legs are triggered off by mechanical stimuli, and that these movements are responses to precise stimuli. Thus :

The excitation of the articles on prothoracic legs causes :

- the rousing of interest (*Pi*) : through stimulation of the tarsus;
- capture (*Cp*) : through the stimulation of tibia and femur.

The excitation of the articles on mesothoracic legs causes :

- orientation (*Op*) : through the stimulation of tarsus and tibia;
- backward rotation of prothoracic femurs (*Ar*) through stimulation of the femur.

The excitation of the articles on metathoracic legs causes :

- orientation (*Op*) : through the stimulation of each of the articles.

Excitability and the nature of responses vary with the level of excitation. We have given evidence of two gradients of excitability :

- an *antero-posterior gradient*, meaning that a leg-article will the better trigger off capture, as it will be more anterior;

- a *lateral gradient* meaning that a leg-article will the better trigger off capture, as it will be more proximal.

Responses brought about by double crossed stimulations, have shown that there were degrees in excitation, causing :

- *unilateral conduction of responses*, in the case of double stimulation exerted on two articles of two legs, response is brought about by the more anterior segment. Yet this prevalence is not absolute, and the percentage of recorded responses, in these conditions, is always less than the one obtained through the excitation of one article only;

- *symetrical conduction* of responses, the response of the prothoracic legs to any excitation, is always directed to the same side as excitation in the case of the response of one prothoracic leg. If response concerns both prothoracic legs, and if it is possible to separate the two symetrical movements, the leg directed to the same side as the excitation is always the one that takes the characteristic attitude of the first;

- *generalization of responses*, responses to excitations can be unilateral or symetrical, or bring about a movement of greater amplitude, that brings the other legs into play.

The leading influence of the antero-posterior gradient, diminishes antagonism between stimuli bringing about rival responses. In such a case, we have seen that response from the more anterior article prevails over that of the posterior. But here again there is no absolute prevalence, and the percentage of responses obtained is always inferior to that obtained by the excitation of the anterior-article alone.

All the phases of capture behaviour can be induced in larvae, with the exception of phase *Dp*, which has never been stimulated in a larva in the first stage. But if the nature of excitations is identical in the case of larva and imago, it is a different matter with the relative sensitivity of the three pair of legs during ontogenesis. We have given evidence of an *ontogenetic gradient*, such as the antero-posterior gradient will find a progressive existence. From the first to the fifth stages of larva life, the excitability of metathoracic legs gradually decreases, to reach, in the case of the imago, a sensitiveness which is much inferior to that of the otherlegs.

The excitability of the posterior articles, can find fresh intensity during a period of fasting, for instance. The more remote the last intake of food, the greater the excitability.

If we follow the biological cycle of the Insect, we see that some vital phases modify the reactions of the *Nepa* towards preys, and that the latter could no more trigger off the capture reflexes, except for the stimuli exerted on the prothoracic legs, through their sensitiveness diminishes too. The excitation of the mesothoracic and metathoracic legs, almost never gets to the point of triggering off a movement typical of a capture pattern. This is what happens during the period of reproduction. This reduction of excitability of the antero-posterior gradient seems to be linked with the development of genital glands, both male and female. The quest for a mate takes predominance on the behaviour and slows down capture reflexes in a considerable degree.

BIBLIOGRAPHIE

1950. ARMSTRONG (E. A.). — The nature and function of displacement activities. (Physio. Meca. in *An. Beha.*, Cambridge University Press, p. 361-384).
1939. BAERENDS (G. P.). — Allgemeinverhalten von *Notonecta glauca*. (*De Levende Natuur*, **44**, p. 45-57). — 1950. Specializations in organs and movements with a realising function (Physio. Meca. in *An. Beha.*, Cambridge University Press, p. 337-360). — 1958. Comparative methods and the concept of homology in the study of Behaviour (*Archives Néer. de Zool.*, t. XIII, suppl. I, p. 401-417).
1912. BAUNACKE (W.). — Statische sinnesorgane bei den Nepiden (*Zool. Jahrb.*, **34**, p. 179-346).
1936. CARMICHAEL (L.). — A re-evaluation of the concepts of maturation and learning as applied to the early development of behavior (*Psychol. Rev.*, **43**, p. 450-470).
1956. CHAUVIN (R.). — *Physiologie de l'Insecte* (Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Paris).
1936. GRAICHEN (E.). — Das zentralnervensystem von *Nepa cinerea* mit einschluß des Sympathischen Nerven Systems (*Zool. Jahrb.*, **61**, p. 195-238).
1942. GRASSÉ (P. P.). — L'essaimage des Termites : essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **76**, p. 347-382). — 1944. Les Insectes et leur univers (*Confér. Palais de la Découverte*, Paris). — 1956. La régulation des activités instinctives considérées surtout chez les Insectes (*L'Instinct dans le comportement...* Masson et C^{ie}, édit., p. 561-575). — 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* Sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs (*Insectes Sociaux*, **4**, p. 41-84).
1931. HAMILTON (M. A.). — The morphology of the Water-scorpion, *Nepa cinerea* Linné (Rhynchota, Heteroptera) (*Proc. Zool. Soc., London*, p. 1067-1136).
1949. HEBB (D. O.). — *The organisation of behavior*. New-York, Wiley, édit.
1953. HUTCHINSON (G. E.). — The concept of pattern in ecology (*Proc. Acad. Nat. Sc., Philadelphia*, **105**, p. 1-12).
1954. KENNEDY (J. S.). — Is modern ethology objective (*Brit. J. Anim. Behav.*, **2**, p. 12-19).
1953. LEHRMAN (D. S.). — A critique of Lorenz's « objectivistic » theory of animal behavior (*Q. Rev. Biol.*, **28**, p. 337-363).
1950. LORENZ (K.). The comparative method in studying innate behaviour patterns (Physio. Meca. in *Animal behavior*, Cambridge University Press, p. 221-268). — 1956 a. The objectivistic theory of instinct (*L'Instinct dans le comportement...*, Masson et C^{ie}, édit., Paris, p. 52-76). — 1956 b. Plays and vacuum activities (*Ibidem*, p. 633-645).
1956. PIÉRON (H.). — L'évolution du comportement dans ses rapports avec l'instinct (*Ibidem*, p. 675-704). — 1957. *Vocabulaire de la Psychologie* (Paris, Presses Universitaires, 2^e édition).
1957. POISSON (R.). — *Faune de France*. 61. *Hétéroptères aquatiques* (Paris, P. Lechevalier, édit.).
1953. RABE (W.). — Beiträge zum orientierungsproblem der wasserwanzen (*Zeits. für Verg. Physiol.*, **35**, p. 300-325).

- 1953 a. SCHNEIRLA (T. C.). — Basic problems in the nature of Insect Behavior. *Insect Physiol.* (Wiley and Sons Edit., New-York - Chapman and Hall, London, p. 656-684). — 1953 b. Insect behavior in relation to its setting (*Ibidem*, p. 685-722). — 1953 c. Modifiability in insect behavior (*Ibidem*, p. 723-746). — 1956. Interrelationships of the « innate » and the « acquired » in instinctive behavior (*L'instinct dans le comportement...* Masson et C^{ie}, édit., Paris, p. 387-452).
1962. STEINER (A.). — Etude du comportement prédateur d'un Hyménoptère sphé-gien : *Liris nigra* V. D. L. (*Notogonia pompiliformis* Pz) (*Annales des Sc. Nat., Zool. Biol. ani.*).
1940. TINBERGEN (N.). — Die Uebersprungbewegung (*Zeits. Tierpsychol.*, **4**, p. 1-40). — 1942. An objectivistic study on the innate behaviour of animals (*Bib. Biotheoretica*, **1**, p. 39-98). — 1950. The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour (Physio. Meca. in *Annal. Behaviour*, Cambridge University Press, p. 305-313). — 1953. *L'étude de l'Instinct* (Paris, Payot, édit.).
1957. VASSEROT (J.). — Contribution à l'étude du comportement de capture des larves de l'Odonate *Calopteryx splendens* (*Vie et Milieu*, **8**, p. 127-172).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LA CONSTRUCTION CHEZ LES INSECTES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 31 décembre 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARC ZAMANSKY.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN ROCHE.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 2^e trim. 1963. N^o d'ordre : 572.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 2^e trim. 1963. N^o d'ordre : 3900.

(Printed in France.)